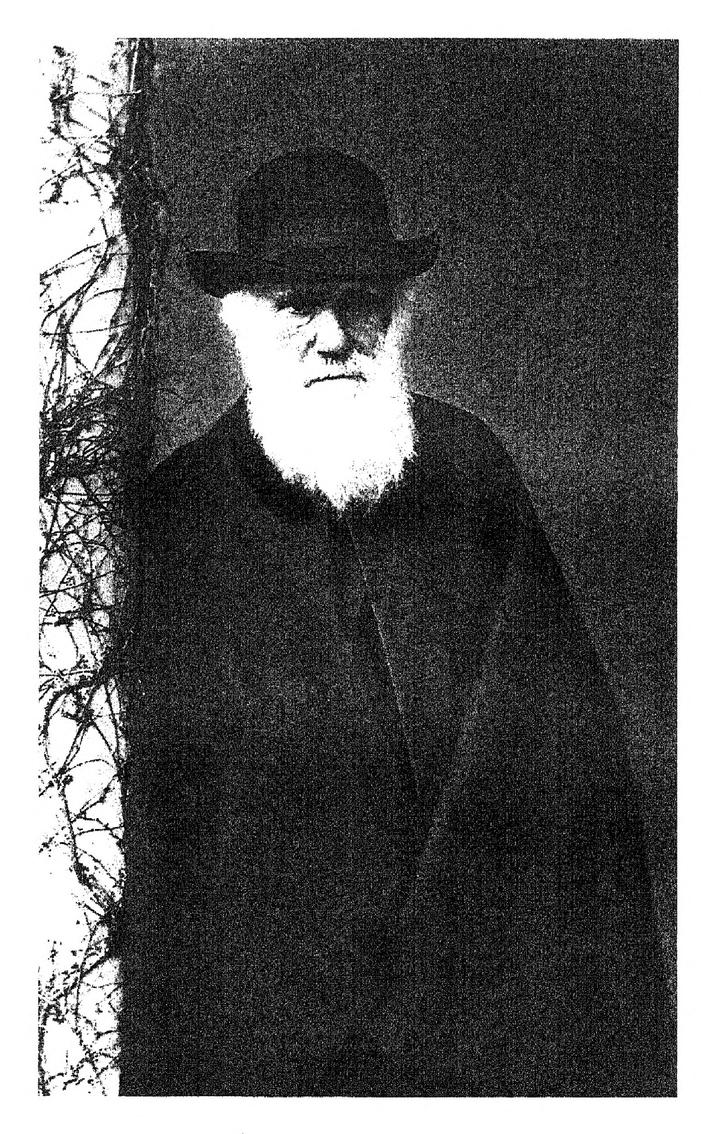


Ch. Darwin

ЧАРЛЗ ДАРВИН

ЧАРЛЗ ДАРВИН

СОЧИНЕНИЯ

ТОМ

8

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК
москва · 1941 · ленинград

ЧАРЛЗ ДАРВИН

ЛАЗЯЩИЕ РАСТЕНИЯ

ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ

АКАД. Н. Г. ХОЛОДНОГО

*

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ОТВЕТСТВЕННЫЕ РЕДАКТОРЫ
акад. *В. Л. КОМАРОВ*,
С. Л. СОБОЛЬ

ЧАРЛЗ ДАРВИН И УЧЕНИЕ О ДВИЖЕНИЯХ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Движения растений, особенно высших, были для Ч. Дарвина предметом живого интереса и обстоятельных исследований в течение более чем двадцати лет. Насколько можно судить по записям, сохранившимся в его автобиографии и переписке, впервые интерес к этим явлениям зародился в нем в 1860 году при наблюдениях в природе над росянкой (Drosera): в письме к Аза Грею (сентябрь 1860 г.) он упоминает о «поистине замечательных» движениях листовых щупалец этого насекомоядного растения. Несколько позже (по предположению Фр. Дарвина, вероятно, в 1862 г.) Ч. Дарвин познакомился с опубликованной в 1858 г. статьей того же Аза Грея о завивании усиков у некоторых тыквенных, и эта «небольшая, но интересная» заметка вызвала в нем желание ближе изучить движения лазящих растений вообще. Весной 1863 года или, может быть, даже несколько раньше, он начал свои наблюдения и опыты над этими растениями. Работа была в основном закончена следующим летом, и осенью того же (1864) года Дарвин отправил большую статью о лазящих растениях в Линнеевское общество. Статья была доложена 2 февраля 1865 г. и опубликована в «Журнале Линнеевского общества» в том же 1865 г. * Десять лет спустя (в 1875 г.) та же работа вышла отдельной книгой, в исправленном и дополненном виде, а в 1882 г., в год смерти Дарвина, она была вновь переиздана, однако без каких-либо изменений текста, — Дарвин снабдил это издание лишь небольшим «Дополнением к предисловию» и указанием ошибки, допущенной им в предыдущих изданиях. С издания 1882 г. сделан перевод, помещаемый в настоящем томе.

Другая крупная работа Ч. Дарвина, вошедшая в этот том, — «Способность к движению у растений», — органически связана с первой и представляет, в сущности, ее продолжение и дальнейшее развитие идей, возникших у Дарвина при его исследованиях над лазящими растениями. На генетическую связь этих двух работ указывает сам Дарвин в своей автобиографии; на этой связи мы еще остановимся впоследствии.

Эксперименты и наблюдения, послужившие материалом для книги Дарвина о способности растений к движениям, были начаты летом 1877 г. и производились при ближайшем участии его сына Френсиса, впоследствии приобретшего себе большую известность своими рабо-

* «The Journal of the Linnean Society Botany», vol. IX, p. 1—118, London, 1867.

тами по физиологии растений. Это исследование потребовало более двух лет упорного труда и было опубликовано в 1880 г.

Кроме названных двух больших работ Ч. Дарвина, в настоящий том вошли еще три небольшие заметки его о движениях растений и их листьев, опубликованные в 1881 г. в «Nature» и содержащие некоторые дополнительные данные, относящиеся к этой теме. *

В наиболее крупной из этих работ — о способности к движению у растений — Ч. Дарвин, со свойственной ему исключительной заботливостью о читателе, сделал все, что мог, чтобы облегчить ознакомление с главнейшими экспериментальными данными и основными выводами этого капитального труда. Для этой цели он выделил в петит все, что ему представлялось менее существенным, и кроме того снабдил книгу подробным резюме, с которого и рекомендует начинать читателю, не располагающему достаточным временем, чтобы проштудировать всю работу от начала до конца. С этой же целью в предисловии к «Лазящим растениям» Дарвин отмечает те места этой книги, которые, по его мнению, являются наиболее интересными, так как знакомят читателя «с самыми прекрасными приспособлениями, какие только можно найти в любом из отделов царства природы». К этому следует прибавить, что как раз указанные Дарвином части его работы дают читателю наиболее полное и точное представление о его подходе к объекту исследования, о его манере экспериментирования и, наконец, об основных руководивших им в этой работе идеях. И в этой книге мы в нескольких главах находим «заключительные замечания», содержащие сводку наиболее интересных и существенных данных.

Все это избавляет нас от необходимости предпосылать нашей вступительной статье краткий обзор *всех* главнейших результатов исследований Ч. Дарвина над движениями растительного организма. В интересах экономии места и времени мы считаем более целесообразным в дальнейшем изложении останавливаться на отдельных данных и выводах этих исследований лишь постольку, поскольку это будет необходимо в связи с основной задачей нашей статьи: выяснить значение помещенных в этом томе работ Дарвина на фоне исторического развития соответствующих разделов науки, выделить то, что имеет несомненную научную ценность, на ряду с этим указать и на некоторые ошибки Дарвина и, наконец, отметить те содержащиеся в его работах о движениях растений идеи и факты, которые послужили или еще могут послужить отправной точкой дальнейших исследований в этой области.

* Эти три заметки переводятся на русский язык впервые. Работа о лазящих растениях дана здесь в переводе И. Петровского, вышедшем впервые под редакцией К. А. Тимирязева в 1900 г. в составе IV тома «Собрания сочинений Ч. Дарвина» в издании О. Поповой и затем перепечатанном в изданиях Ю. Лепковского (1908 г.) и Госиздата (1928). При подготовке к новому изданию в нем пришлось сделать сравнительно немного изменений, главным образом, стилистического характера.

Основная работа Дарвина, помещенная в этом томе, «Способность к движению у растений», вышла в свет на русском языке в Киеве в 1882 г. в переводе Г. Милорадовича и А. Кобеляцкого. Об этом переводе проф. В. Ротерт в своей статье «О гелиотропизме» (Казань, 1893) дает такой отзыв: «Перевод... сделан настолько небрежно, что он решительно никуда не годится: многие места совершенно непонятны, другие переданы неточно, иногда даже смысл текста извращен; повидимому, часто переводчики сами не понимали того, что они переводили. Такие переводы приносят скорее вред, чем пользу». Для настоящего издания перевод книги «Способность к движению у растений» сделан заново с английского оригинала (1880 г.).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТ Ч. ДАРВИНА О ДВИЖЕНИЯХ РАСТЕНИЙ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ИСТОРИИ НАУКИ

В учении о движениях растений в течение первой половины XIX столетия были достигнуты довольно крупные успехи: достаточно упомянуть о классических опытах Найта с геотропизмом, давших мощный толчок к развитию физиологии ориентировочных движений растительного организма; об исследованиях Дютроше, впервые выяснившего роль осмотических явлений в механизме двигательных реакций и сделавшего первую попытку трактовать движения растений, как проявления раздражимости; о прекрасной работе Брюкке над движениями листьев мимозы, ставшей образцом для ряда дальнейших исследований над этим растением; и, наконец, о выдающемся труде Гуго фон Моля, посвященном движениям вьющихся и лазящих растений, который, по словам Ю. Сакса (1875), в течение многих лет, до появления работы Дарвина на ту же тему, оставался лучшим из всего, что было когда-либо опубликовано в этой области.

Однако большинство этих работ вышло в свет в течение первых трех десятилетий XIX века. Сороковые и пятидесятые годы, как указывает Сакс в своей «Истории ботаники», очень мало прибавили к знаниям о движениях растений, накопленным за предыдущую эпоху, и вопросы «фитодинамики» * почти перестали интересовать ботаников к тому времени, когда на сцену выступил Ч. Дарвин с его революционизировавшими всю биологию новыми идеями. Эти идеи вдохнули новую жизнь и в учение о движениях растительного организма, причем первым проводником их здесь был сам Ч. Дарвин.

В чем же выразилось плодотворное влияние дарвинизма на этот отдел ботаники? Исследователи, работавшие в этой области до Дарвина, подходили к движениям растений с двух точек зрения. С одной стороны, их интересовали сами по себе изменения положения растительных органов в пространстве и влияние, оказываемое при этом на растение различными внешними условиями. Это был *чисто описательный* подход к изучаемым явлениям. С другой стороны, большое число исследований было посвящено вопросу о *механических* причинах различных движений, причем в большинстве случаев эти движения рассматривались как непосредственное физическое следствие определенных внешних воздействий, и только у немногих авторов в неясной форме проскальзывала идея, что здесь могут иметь место и более сложные соотношения, сближающие движения растений с аналогичными явлениями в животном мире.

При всех этих исследованиях обычно упускалось из виду одно очень существенное обстоятельство, а именно, что почти все движения растений представляют собою определенную *реакцию организма* на те или иные изменения среды, и притом реакцию *целесообразную*, т. е. направленную к сохранению индивидуума и вида, к созданию таких условий, при которых отдельные органы и весь организм в целом могли бы наилучшим образом выполнять свойственные им функции. На эту целесообразность двигательных реакций растения впервые обратил серьезное внимание Ч. Дарвин, для которого вопросы об отношениях между организмом и окружающей средой, в связи с его уче-

* Термин «фитодинамика» предложен Ю. Саксом для обозначения отдела ботаники, занимающегося всесторонним изучением движений растительного организма.

нием о борьбе за существование и о естественном отборе, приобретали новый, более глубокий смысл. Его взгляды в этой области не имели, конечно, ничего общего со старой антропоморфной телеологией, откровенно подчеркивавшей свою связь с религиозным мировоззрением, значительно поколебленной уже в первой половине XIX столетия и получившей, по словам Маркса, «смертельный удар» с появлением «Происхождения видов» Дарвина в 1859 г. Целесообразность в переводе на язык дарвинизма означала не что иное, как *приспособленность* организма к внешним условиям, выработанную в длительном процессе эволюции растительных и животных форм. С этой именно точки зрения Дарвина и интересовали те разнообразные и часто изумительные по своей тонкости и точности действия приспособления, которые выражаются в движениях различных органов растения и по большей части направлены к устранению неблагоприятных условий, возникших либо вследствие каких-нибудь изменений внешней среды, либо в связи с ростом и развитием самого растительного организма.

Идея приспособительного характера движений, наблюдаемых в растительном мире, оказалась необычайно плодотворной. Она не только пролила новый свет на огромную группу сложных и разнообразных явлений, подчинивши их одному общебиологическому принципу, но в то же время открыла возможность подойти к этим явлениям с новой стороны, с которой их изучение приобретало большой теоретический интерес. Наконец, та же идея имела и серьезное эвристическое значение, поскольку она помогала исследователю подмечать и осмысливать такие явления, которые в додарвиновскую эпоху ускользали от его внимания или представлялись не играющими никакой роли в жизни растения.

Все это способствовало значительному оживлению исследовательской работы в области вопросов фитодинамики: конец XIX столетия и начало XX были для этого отдела ботаники периодом стремительного развития, выразившегося не только в накоплении громадного фактического материала, но и в установлении целого ряда новых важных закономерностей.

Необходимо отметить еще одно обстоятельство, имевшее существенное значение как для работы самого Дарвина, так и для других исследователей, изучавших после него движения растительного организма. Биология первой половины XIX столетия унаследовала от предшествовавших веков взгляд на растения, как на существа низшего порядка по сравнению с животными. Со времен Юнгиуса (середина XVII столетия) считалось твердо установленным, что «растения не чувствуют» («plantae non sentiunt»). При этом, однако, далеко не всегда проводилась достаточно резкая граница между «способностью ощущения» и способностью реагировать на те или иные раздражения движениями и другими проявлениями жизнедеятельности. Отсюда — уже упомянутая нами тенденция рассматривать самые сложные движения растительного организма только как непосредственный механический результат действия определенных физических причин. Даже таким явлениям, как движения листьев у мимозы (*Mimosa pudica*) или тычиночных нитей у василька и барбариса, которые трудно было согласовать с традиционным тезисом о нечувствительности растений, неоднократно давались элементарные, грубо-механистические объяснения, совершенно игнорировавшие существенное сходство этих движе-

ний с проявлениями раздражимости у низших животных. Правда, в первой половине XIX столетия в ботанической литературе (де Кандоль, Мейен и др.) все чаще начинают фигурировать термины «раздражение», «возбудимость» и т. п., но заметного сдвига в воззрениях авторов, изучавших фитодинамические явления, еще не было. Достаточно указать на то, что еще в шестидесятых годах прошлого столетия один из наиболее выдающихся и авторитетных немецких ботаников Гофмейстер объяснял геотропические движения корня его пластичностью и сравнивал их с теми пассивными изгибами, которые под действием силы тяжести образует, например, восковая свечка, укрепленная за один конец в горизонтальном положении. Заслуга окончательной ликвидации этих отживших взглядов в отношении тропизмов принадлежит главным образом А. Б. Франку. Этот выдающийся исследователь в 1868 г. дал несомненные доказательства в пользу того, что геотропические изгибы имеют активный, а не пассивный характер (на что, впрочем, были указания и в более старой литературе), показал, что и геотропические и фототропические движения осевых органов растений представляют собой результат неравномерного роста их различных сторон, и, наконец, воскресил забытые воззрения Дютроше (1824), рассматривавшего тропизмы как проявления раздражимости.

В этом последнем пункте, — правда, в применении к другим движениям растительного организма, — Франк имел предшественника в лице Ч. Дарвина, который уже в 1865 г. в работе о лазящих растениях на ряде убедительных примеров обнаружил высокую чувствительность усиков к прикосновению различных твердых предметов и даже предложил простой метод измерения ее порога при помощи навешивания на усики отрезков нитки определенного веса. Ближайшее знакомство с этой книгой Дарвина или хотя бы только с теми местами ее, на которые сам автор в предисловии обращает внимание читателя, не оставляет сомнения в том, что для Дарвина движения усиков — типичные явления раздражимости. Неоднократное подчеркивание сложности и тонкости этих двигательных реакций и их удивительной «целесообразности», т. е. приспособленности к условиям местообитания данного растения, наконец самая манера изложения — свидетельствуют о том, что Дарвин подходит к исследуемым явлениям так, как он подходил бы к активным движениям какого-нибудь низшего животного.

Все эти необычные для того времени особенности подхода к жизненным явлениям растительного организма не были, конечно, случайными: они стояли в тесной связи со всем мировоззрением Дарвина, с его общебиологическими взглядами. Твердая уверенность в единстве происхождения всего организованного мира, в общности корней животного и растительного царства естественно приводила к заключению, что всем живым существам свойственны однородные функции и что одни и те же законы управляют основными проявлениями жизни, на каких бы стадиях развития и в каких бы формах мы ее ни наблюдали. Эта философия биолога-эволюциониста неизбежно порождала в нем энергичный протест против того «принижения» растительных организмов, которое было характерно для предшествующей и отчасти современной ему эпохи. Вот почему Дарвин не раз подчеркивал, что ему «всегда доставляло радость поднимать растения на высшую ступень в системе организованных существ» (см. его «Автобиографию», а также

письмо к А. де Кандолю от 28 мая 1880 г.). «Поэтому-то, — говорит он в своей «Автобиографии», — я испытывал особое удовлетворение, когда мог показать, какие разнообразные и удивительно хорошо приспособленные движения совершает кончик корня». Эти явления (у корней) описаны Дарвином в его большой работе «Способность к движению у растений». Там же мы находим целый ряд интереснейших наблюдений, относящихся к не менее удивительным движениям надземных органов различных растений, особенно гелиотропическим. Все эти данные, вместе взятые, действительно должны были во многом радикально изменить господствующие представления о природе двигательных реакций растительного организма. И мы вскоре увидим, что, несмотря на серьезную оппозицию, оказанную вначале новым воззрениям со стороны некоторых наиболее крупных специалистов по физиологии растений, взгляды Дарвина понемногу проникли и в эту отрасль ботаники и не только дали сильный толчок к дальнейшему развитию фитодинамики, но и положили начало новой ботанической дисциплине — эндокринологии растений.

ГЛАВНЕЙШИЕ ИТОГИ РАБОТЫ Ч. ДАРВИНА НАД ЛАЗЯЩИМИ РАСТЕНИЯМИ И ОЦЕНКА ИХ В СПЕЦИАЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЕ

Переходя к тем откликам, которые были вызваны исследованиями Дарвина над движениями растений в современной ему и позднейшей литературе, следует прежде всего отметить, что в этом отношении две основные его работы («Лазящие растения» и «Способность к движению у растений») имели неодинаковую судьбу: в то время как последняя вызвала в свое время довольно резкую и большей частью несправедливую критику, первая была встречена в общем благожелательно. Большой содержащийся в ней фактический материал, точное и всестороннее описание различных движений, наблюдаемых у лазящих растений, и удивительных приспособлений, направленных к быстрому продвижению их облиственных стеблей и к укреплению их в выгодном для растения положении, по самому характеру своему не могли стать объектом критики с каких-либо принципиальных позиций современной Дарвину науки. Что же касается своеобразного дарвиновского подхода к этому фактическому материалу, его попытки осветить собранные им данные с точки зрения теории естественного отбора и закрепления полезных особенностей организма, то эта сторона его работы могла быть либо принята, либо отвергнута, в зависимости от той оценки, которая давалась различными исследователями теоретическим воззрениям Ч. Дарвина. А так как биологи, выступавшие за и против этих воззрений, не чувствовали недостатка в других, более ярких и наглядных примерах для обоснования своих взглядов, то они большей частью оставляли в стороне материал, содержащийся в монографии Дарвина о лазящих растениях. С другой стороны, точность и добросовестность этих наблюдений великого натуралиста ни в ком не возбуждала сомнений, и они скоро стали достоянием учебников и руководств по физиологии и экологии растений. Достаточно просмотреть хотя бы наиболее капитальную сводку по вопросам движений растительного организма, относящуюся к концу XIX века, а именно соответствующие разделы из II тома «Физиологии растений» В. Пфеффера (I изд. 1881 г., II изд. 1904 г.), чтобы понять, как велик удельный вес собранных Дарвином наблюдений и экспериментальных данных в общем

итоге огромного числа исследований, произведенных в этой области как до Дарвина, так и после него. Среди этих данных особенное внимание современников привлекли и были должным образом оценены следующие результаты из работы Ч. Дарвина над лазящими растениями.

Как было уже указано, Ч. Дарвин первый поставил ряд успешных опытов с целью определить порог чувствительности усиков к прикосновению. Предложенный им метод (навешивание на усики ниточек определенного веса) скоро вошел во всеобщее употребление. Дальнейшие исследования показали, что у некоторых растений (например, *Sicyos angulatus*) усики отчетливо воспринимают ничтожное раздражение от ниточки весом в 0,00025 мг. Следует отметить, что кожа человека, даже в самых чувствительных ее местах, уже не способна воспринять слабое раздражение, вызываемое перемещением по ее поверхности ниточки такого веса. Следовательно, чувствительность растения в данном случае превосходит чувствительность органов осязания человека.

Не менее замечателен установленный Дарвином факт, что усики, даже самые чувствительные, совершенно не реагируют на удары капель дождя, как бы сильны они ни были. Эти опыты, повторенные и расширенные затем Пфеффером (1885), привели, в конце концов, к выводу, что необходимым условием контактного раздражения является «локализованное, с достаточной быстротой протекающее сжатие» клеток чувствительной зоны. Иными словами, для того, чтобы усик мог воспринять раздражение, необходимо, чтобы отдельные рядом лежащие его точки испытывали одновременно или в быстрой последовательности неодинаковое по величине давление. Поэтому сильная струя чистой воды, направленная на усик, не вызывает в нем двигательной реакции; но если к этой воде примешаны мельчайшие частицы глины или другого твердого тела, то получается заметная реакция.

Заслуживает внимания другое замечательное наблюдение Дарвина, что у *Echinocystis lobata*, *Passiflora gracilis* и у некоторых других растений усики, обладающие высокой контактной чувствительностью, совершенно не реагируют на прикосновение к ним других усиков того же растения, или же, образовавши временный изгиб, скоро опять распрямляются. Причины этого явления до сих пор не выяснены.

Дарвину мы обязаны также подробным анализом различных других сторон контактной чувствительности усиков. Так, им измерена у многих растений скорость реакции этих органов, т. е. время, протекающее между прикосновением к твердому телу и началом изгиба. Оказалось, что у наиболее чувствительных растений начало реакции можно наблюдать уже через несколько секунд. Им изучен также вопрос, какой промежуток времени необходим, чтобы усик мог совершенно «оправиться» от полученного им слабого раздражения, распрямиться и быть готовым к новой реакции на прикосновение. У *Passiflora gracilis* Дарвин наблюдал это явление (при повторных раздражениях одного и того же усика) 21 раз в течение 54 часов.

Большое внимание было уделено Дарвином вопросу о распределении чувствительности в различных частях усиков, как по длине этих органов, так и в различных точках одного и того же поперечного сечения. Им вскрыты также замечательные соотношения, связывающие у различных растений начало и конец круговой нутации усиков, с одной стороны, и момент появления и исчезновения в них контакт-

ной чувствительности — с другой. В некоторых случаях он мог констатировать здесь удивительную гармонию в развитии этих различных проявлений жизнедеятельности растительного организма, которые на первый взгляд как будто не связаны одно с другим никакой причинной зависимостью.

Известно, что участок усика, находящийся между точкой прикрепления его к растению и опорой, около которой он обвился, обычно не остается прямым, а с течением времени закручивается в винтовую спираль. Благодаря ряду последующих анатомических изменений (образование механической ткани, одеревенение, утолщение и т. п.) эта часть усика скоро превращается в прочную эластичную пружинку. Наличие большого числа таких пружинок, подвижно соединяющих лазящее растение с опорой, к которой оно прикреплено, приносит растению большую пользу, особенно при сильных порывах ветра, которые легко могли бы оторвать или разорвать усики, если бы они не имели этих удивительных приспособлений. Усики, не прикрепившиеся ни к какой подпорке, обычно также завиваются, но, как показал Дарвин, это завивание происходит у них значительно медленнее. Так, у *Passiflora quadrangularis* усик, ухватившийся за подпорку, образовал в течение двух дней приблизительно столько же спиральных изгибов, сколько усик, оставшийся неприкрепленным, мог образовать только за 12 дней. Анатомических изменений, направленных к приданию органу большей прочности и эластичности, у свободных, не прикрепленных усиков и у других аналогичных им образований не наблюдается, и такие органы недолговечны. В работе Дарвина мы находим немало интересных данных, относящихся и к этой стороне изученных им явлений.

Отметим далее возбудившие большой интерес наблюдения Дарвина над образованием липких подушечек, дисков и пластинок на усиках различных лазящих растений. Особенно замечательны его данные, относящиеся к лиане *Bignonia capreolata*, у которой кончики усиков, при соприкосновении их с каким-нибудь волокнистым материалом, например с шерстью, начинают утолщаться, постепенно обрастая при этом отдельные волоконца, так что в конце концов здесь образуются мясистые паренхимные шарики, пронизанные в различных направлениях захваченными волокнами. Так как на своей родине, в Северной Америке, этот вид часто растет вдоль стволов старых деревьев, кора которых покрыта мхами и лишайниками, то описанная его особенность, по мнению Дарвина, выработалась как приспособление к использованию дерновинок этих растений в качестве естественной опоры при лазании.

Следует заметить, что с физиологической стороны образование подушечек, липких дисков и т. п. на усиках растений до сих пор совершенно не изучено. В настоящее время мы знаем, что аналогичные явления (на других органах) можно получать экспериментально, вводя в ткань растения избыточное количество ростового гормона. Возникает вопрос, не вызывает ли соприкосновение с определенными твердыми объектами перемещение ростового гормона в тканях усика и повышение концентрации его в месте контакта с источником раздражения. Этот вопрос еще ждет своего исследователя.

В работе о лазящих растениях Ч. Дарвин затронул также вопрос о механизме двигательной реакции усиков на прикосновение. Как известно, уже Найт (1812) высказал предположение, что изгибы усиков

являются результатом перемещения воды внутри органа, причем выпуклая сторона его увеличивается за счет поглощения воды из вогнутой. Моль (1827) в основном разделяет эту точку зрения, оставляя нерешенным вопрос, принимает ли вогнутая сторона активное участие в изгибе. Ч. Дарвину принадлежит первая попытка применения в этой области более точных методов исследования. Нанося на поверхность усиков метки тушью и измеряя расстояние между ними до образования изгиба и позже, когда заметный изгиб уже образовался, он пришел к выводу, что клетки вогнутой стороны сокращаются, тогда как с противоположной, выпуклой стороны в течение того же времени не наблюдается еще никакого прироста. Отсюда Дарвин сделал вывод, что главной причиной двигательной реакции усиков, по крайней мере в начальной ее стадии, является активное сокращение клеток вогнутой стороны. В позднейших фазах изгиба, по его мнению, может принимать участие и рост.

Де-Фриз (1873) и за ним Сакс (1887), не отрицая, что на вогнутой стороне усика может иметь место некоторое укорочение органа, утверждали, однако, что обвивание подпорки есть чисто ростовое явление. К этому взгляду впоследствии присоединился и Фиттинг (1903), который произвел особенно тщательные измерения приростов с выпуклой и вогнутой стороны у усиков различных растений и пришел к выводу, что за контактным раздражением всегда следует общее ускорение роста органа, т. е. усиление роста его средней линии. Впрочем, и этот автор наблюдал некоторое сокращение вогнутой стороны усика немедленно после раздражения. В недавнее время вывод Фиттинга об увеличении суммарных приростов усика под влиянием прикосновения был поддержан Цельтнером (1931), который измерял скорость роста усиков при помощи предложенного мною (Холодный, 1930) микропотометрического метода.

С другой стороны, ряд авторов, работавших после Дарвина (Байон, 1888; Мак Дугэл, 1896; Дастур и Кападья, 1931 и др.), разделяют его точку зрения относительно механизма двигательной реакции усиков у лазящих растений. Общий итог этой длительной дискуссии заставляет нас склоняться к мнению, что Дарвин был прав и что начало изгиба, по крайней мере у быстро реагирующих усиков, связано с сокращением объема паренхимных клеток органа в месте прикосновения и в соседних с ним участках, вследствие внезапного падения их тургора. Дальнейшим следствием раздражения является усиление роста клеток с противоположной стороны, которое и закрепляет изгиб окончательно. Как правильно указывает Дарвин, в пользу этого взгляда говорит в особенности быстрота реакции, которая у наиболее чувствительных усиков наступает уже спустя несколько секунд после раздражения. Чисто ростовые реакции обычно протекают гораздо более медленными темпами. Возможно, конечно, что к медленно реагирующим усикам схема Дарвина неприменима и что их изгибы объясняются исключительно ускорением роста с выпуклой и замедлением с вогнутой стороны органа. Такова была, повидимому, точка зрения самого Дарвина, и здесь необходимы дополнительные исследования.

Большая часть монографии Дарвина посвящена лазящим растениям в точном смысле этого слова, т. е. растениям, снабженным усиками или другими аналогичными органами, обладающими чувствительностью к прикосновению твердых предметов. Однако им были изучены также и движения *вьющихся* растений, у которых весь сте-

бель обвивается около вертикальных или слегка наклонных подпорок. Моль (1827) приписывал и этим растениям контактную чувствительность. Дарвин показал, что это не соответствует действительности и что в основе обвивания лежит явление круговой нутации, подробнее изученное им в следующей работе.

Как правильно указывает Равичер (1932), Дарвину мы обязаны важнейшими основами наших знаний о природе движений вьющихся растений. По его представлению, одни и те же автономные ростовые изменения обусловливают как круговое движение, так и обвивание вокруг подпорки, которое начинается, когда круговое движение встречает препятствие со стороны этой последней. К этим автономным движениям, по Дарвину, присоединяется еще действие отрицательного геотропизма, который заставляет стебель подниматься вверх в процессе обвивания и в то же время не позволяет ему обвивать горизонтальные или сильно наклоненные подпорки. Против этих воззрений Дарвина были выдвинуты возражения со стороны Швенденера (1881), Баранецкого (1883) и др., однако дальнейшие исследования в этой области показали, что Дарвин в основном был прав, и в настоящее время его взгляды разделяются большинством физиологов.

Наконец, следует отметить, что Дарвин первый высказал мысль о возможной генетической связи между вьющимися и лазящими растениями. Вопросы исторического развития, филогенеза широко распространенных в растительном мире разнообразных движений обвивания и обхватывания подпорок вообще чрезвычайно интересовали Дарвина. В его книге о лазящих растениях, в различных местах и особенно в заключительной главе, мы встречаем целый ряд интересных соображений, относящихся к этой проблеме. Здесь же, наконец, мы находим ясно выраженную мысль, что движения лазящих растений, как и большинство других ростовых и тургорных движений, свойственных высшим представителям растительного царства, представляют собой видоизменение одной основной или первичной формы движений, каковой, по мнению Дарвина, нужно признать круговую нутацию. Отсюда, в свою очередь, следует вывод, что способность к круговому движению должна быть присуща, хотя бы в зачаточном состоянии, всем растительным организмам, независимо от их положения в системе, и всем органам высших растений на различных стадиях их развития. Проверке и дальнейшему углублению этой руководящей идеи посвящена вторая большая работа Ч. Дарвина, помещенная в этом томе: «Способность к движению у растений». К ней мы теперь и переходим.

ГЛАВНЕЙШИЕ ИТОГИ РАБОТЫ ДАРВИНА О СПОСОБНОСТИ РАСТЕНИЙ К ДВИЖЕНИЮ, ЕЕ ОЦЕНКА В СПЕЦИАЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЕ И ВЛИЯНИЕ НА ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАЗВИТИЕ НАУКИ

Капитальное исследование Дарвина над движениями высших растений принадлежит к числу тех работ, значение которых для науки не сразу было оценено современниками. Как мы уже указывали, оно вызвало довольно резкую критику со стороны нескольких выдающихся специалистов по физиологии растений конца XIX столетия, особенно Ю. Сакса и Ю. Визнера.* Визнер уже через год после появле-

* Следует, впрочем, оговориться, что высокая научная ценность некоторых из полученных Дарвином результатов, а именно тех, которые относятся к тропизмам, была уже в 1881 г. отмечена В. Пфеффером в I издании его «Физиологии растений».

ния работы Дарвина опубликовал целую книгу в 212 страниц, посвященную исключительно критическому разбору главнейших его выводов.

Почти по всем основным вопросам, затронутым в работе Дарвина, Визнер приходит к диаметрально противоположным заключениям. Правда, на ряду с этим автор отмечает также некоторые положительные результаты исследования Дарвина (например, открытие им травматотропической реакции корней) и, избегая резких полемических выпадов, стремится смягчить свою критику комплиментами по адресу великого ученого; но все это мало меняет общее впечатление от его книги, которое он, несомненно, и хотел вызвать у читателя, а именно, что Дарвин, благодаря несовершенству примененных им методов исследования и недостаточно критическому подходу к результатам своих экспериментов, пришел к ряду совершенно неправильных выводов, обесценивающих его работу.

То, чего не договорил Визнер, стремясь придать своим возражениям возможно более деликатную форму, было высказано Саксом со свойственной ему прямотой и грубоватостью. В своих «Лекциях по физиологии растений» (I изд. 1882 г., II изд. 1887 г.) он совершенно игнорирует громадный фактический материал, содержащийся в книге Дарвина, и не останавливается на его общих выводах, ограничиваясь следующим небольшим примечанием в конце отдела, посвященного «движениям вследствие раздражений» (Reizbewegungen): * «Читатель, поверхностно знакомый с нашей литературой, будет, вероятно, несколько удивлен тем, что я ни в одной из лекций всего этого отдела не упоминаю больше книги Дарвина «Способность к движению у растений» (Лондон, 1880). Но я могу только сожалеть о том, что имя Чарлза Дарвина стоит в заголовке: опыты, которые описывает он вместе со своим сыном, поставлены без знания дела (ohne Sachkenntniss) и плохо истолкованы (schlecht interpretiert), а то немногое хорошее, что можно найти в книге, например в отношении общих взглядов, не ново. Главный результат, к которому Дарвин пришел в названной своей книге, а именно, что в основе всех вызванных раздражением движений в растительном царстве лежит «круговая нутация», лучше, чем все остальное, характеризует точку зрения обоих авторов. Было бы излишним распространяться на эту тему (darüber ein Wort zu verlieren)».

В тексте лекции, посвященной геотропизму и гелиотропизму (стр. 728), мы находим еще несколько слов по поводу опытов Дарвина с корнями, которые сам Дарвин считал одной из наиболее ценных частей своей работы. «При подобных исследованиях над корнями, — говорит Сакс, — необходима не только большая осторожность, но и многолетнее упражнение и всестороннее знакомство с физиологией растений, чтобы не впасть в грубейшие ошибки, как это случилось с Чарлзом Дарвином и его сыном Френсисом, которые на основании неумело поставленных и к тому же неправильно понятых опытов пришли к столь же удивительному, сколь сенсационному выводу, что точка роста корня, как мозг какого-то животного, направляет корень при различных его движениях».

Таковы были отзывы двух наиболее авторитетных физиологов — современников Дарвина о его работе. Следует отметить, что сам Дарвин, повидимому, ожидал со стороны немецких ботаников если не такой резкой, то во всяком случае отрицательной оценки. Это видно из его

* Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., 1887, стр. 761.

письма от 17 июля 1879 г. к Карусу, переводчику его произведений на немецкий язык. «Я опасаюсь, — пишет Дарвин, — что наши воззрения встретят значительную оппозицию в Германии». Приведенные нами замечания Сакса были опубликованы уже после смерти Дарвина, но книгу Визнера он успел еще прочитать. Из письма к ее автору, датированного 25 октября 1881 г., можно видеть, что главные возражения Визнера, направленные против воззрений Дарвина на фото- и геотропические движения, не показались ему убедительными. «Что же касается наиболее значительного предмета в моей книге, — читаем мы в этом письме, — а именно круговой нутации, то я могу только сказать, что чувствую себя совершенно пораженным различием наших выводов». «Впрочем, — пишет он там же со свойственной ему скромностью, — мое мнение значит очень мало, и я не сомневаюсь, что Ваша книга убедит большинство ботаников в том, что я неправ в тех пунктах, по которым наши взгляды расходятся».

В этом последнем отношении Дарвин, к счастью, ошибался. Если многословная критика Визнера и лаконические, но грубые, пренебрежительно брошенные замечания Сакса несколько охладили интерес к работе Дарвина в Германии, * то в других странах ее продолжали изучать, и результаты этого изучения не замедлили сказаться в дальнейшей успешной разработке многих проблем, впервые затронутых в этом труде. Как мы вскоре увидим, развитие физиологии растений в XX веке привело к полному торжеству основных идей Дарвина, относящихся к тропизмам. И если нельзя пока сказать того же относительно его гипотезы о происхождении большинства двигательных реакций растительного организма путем постепенного видоизменения кругового нутационного движения, то это объясняется, быть может, только тем, что вопросы филогенеза, истории развития физиологических функций принадлежат к числу труднейших в нашей науке и что современная биология еще не располагает достаточно надежными методами для их решения.

В чем же заключались причины пренебрежительного отношения немецких физиологов к работе Дарвина? Нельзя, конечно, отрицать, что в этом обширном исследовании встречаются и неудачно поставленные или неправильно истолкованные опыты и недостаточно обоснованные выводы. На некоторых из них мы остановимся в дальнейшем. Однако для всякого непредубежденного читателя ясно, что эти отдельные промахи тонут в общей массе ценного и вполне доброкачественного материала, собранного путем тщательных наблюдений и многочисленных экспериментов. И если некоторые из этих последних страдали недостатками чисто технического характера или привели автора к неправильным выводам благодаря тому, что им не были учтены те или иные неизвестные ему факторы, то это не могло еще служить основанием, чтобы отрицать за работой Дарвина всякое научное значение, как это сделал Сакс. Исследователи такого масштаба, как Сакс и Визнер, казалось бы, должны были понять, что все опыты Дарвина, какими бы неудачными они иной раз ни представлялись специалисту-физиологу, заслуживают более внимательного и вдумчивого отношения,

* Исключение, впрочем, и здесь представляла лаборатория Пфеффера (сначала в Тюбингене, затем в Лейпциге), откуда вышло много работ, стоявших в преемственной связи с исследованиями Дарвина над тропизмами и другими двигательными реакциями растений. Эти работы сыграли важную роль в дальнейшем развитии физиологии движений растительного организма.

хотя бы потому, что за ними всегда скрыта та или иная мысль гениального натуралиста и великого мыслителя. Но именно эти мысли, именно основные предпосылки Ч. Дарвина и его новый, не традиционный подход к движениям растительного организма были неприемлемы для его критиков, потому что они совершенно не гармонировали со всей системой взглядов и общим направлением физиологии растений того времени, особенно в Германии. В этом, несомненно, нужно искать главный корень отрицательного, пристрастного отношения к работе Дарвина со стороны как Сакса с его школой, так и Визнера.

В самом деле, основные установки физиологии растений, как и всей биологии конца XIX столетия, имели чисто механистический характер. Дать какому-нибудь физиологическому процессу научное объяснение на языке этой эпохи значило разложить его на сумму элементарных физических и химических явлений. Общераспространенным было убеждение, что особенно легко должны поддаваться такому анализу жизненные явления растительных организмов. Как мы уже указывали, усилия физиологов, изучавших движения растений, были направлены в первую очередь на поиски лежащих в основе их простых механических причин. Этой тенденции резко противоречили взгляды Дарвина, постоянно подчеркивавшего аналогию между двигательными реакциями животных и растительных организмов. Визнер прямо говорит, * что по его мнению такая аналогия не имеет ничего общего с «трезвым естествознанием». «Проводя параллель между движениями растений и гораздо более сложными процессами в животном организме, — говорит он далее,—мы не только ничего не выигрываем, но еще более удаляемся от нашей цели. Нужно думать..., что многие из загадочных явлений движения у растений можно свести к простым механическим процессам. А коль скоро эти формы движения удастся объяснить естественнонаучно, т. е. механически, то будет более правильным поставить их на низшую ступень, чтобы понять представляющиеся нам аналогичными, но безусловно более сложные процессы в животном организме».

Это откровенное отождествление естественнонаучного объяснения с «механическим», которое порождало стремление не выходить в сфере биологических исследований за пределы чистого описания и грубомеханистических теорий, стояло, конечно, в резком противоречии с основными принципами учения Дарвина. Дарвин, оставаясь при всех своих исследованиях последовательным материалистом, лучше, чем кто-либо другой из его современников, отдавал себе отчет в том, что одних «механических» причин недостаточно для объяснения сложных жизненных явлений. В его исследовании над движениями растительных организмов, которое в известном смысле было завершением всей его научной деятельности, эта точка зрения выступает особенно ясно. Нигде он с такой силой не подчеркивает *своеобразия* процессов, разыгрывающихся в живой, организованной материи. В то же время здесь, как и в других, более ранних его работах, ясно выступает тенденция изучать жизненные явления *не оторванно от окружающей среды*, а в тесной связи со всем сложным сплетением действующих в ней изменчивых внешних факторов. Здесь же нашла себе яркое отражение его основная идея о необходимости применения *исторического метода* при изучении биологических процессов. И, наконец, как было уже отмечено ранее, всюду в этой работе мы встречаем отчетливо выраженную мысль

* Wiesner (1881), стр. 15.

об *отсутствии принципиальных различий между животными и растительными организмами*, естественно вытекавшую из дарвиновской теории эволюции с ее учением о единстве корней всего органического мира. Весь этот комплекс идей, смело перенесенный Дарвином в новую для него область физиологии растений, и его, может быть, не всегда удачные, но всегда глубоко поучительные попытки по-новому поставить целый ряд старых вопросов — не могли не вызвать резкой оппозиции даже у передовых представителей современной ему науки, привыкших оперировать с более узким кругом понятий своей специальности и неохотно выходивших за пределы этого круга туда, где, по их мнению, кончалось «трезвое естествознание».

Переходя к обзору главнейших итогов рассматриваемой здесь работы Дарвина, мы имеем в виду вкратце остановиться только на тех его данных и выводах, которые либо вошли в науку, как прочное ее приобретение, либо стали исходной точкой для дальнейших исследований и открытий. Попутно мы дадим оценку и некоторым из более существенных критических замечаний, выдвинутых против Дарвина его оппонентами, начиная с Визнера.

Как мы уже видели, сам Дарвин наиболее важной частью своей работы считал то, что им было сделано по вопросу о *круговой нутации* (circumnutation). Под этим, впервые им предложенным, термином Дарвин понимал такого рода движения растительных органов, при которых их верхушка описывает траекторию, напоминающую винтовую спираль и, следовательно, при проектировании ее на плоскость, принимающую форму, близкую к кругу или эллипсу. У растущих органов эти движения являются следствием неравномерного роста различных их сторон, причем продольная линия, по которой в каждый данный момент расположены наиболее быстро растущие клетки, постепенно перемещается вокруг всей зоны роста. У органов, закончивших свой рост, но обладающих способностью к тургорным, или вариационным, движениям, круговая нутация, по Дарвину, возникает вследствие аналогичных явлений при колебаниях тургора в клетках различных сторон органа. Наиболее типичная и правильная круговая нутация наблюдается у вьющихся и лазящих растений, но и у всех других представителей растительного царства все их органы на различных стадиях развития, по Дарвину, обладают в более или менее ясно выраженной форме способностью к таким движениям.

В связи со своей гипотезой происхождения большей части двигательных реакций растительного организма путем видоизменения круговой нутации, Дарвин придавал большое значение доказательству универсальности этой формы движений и произвел громадное количество опытов с целью обнаружить ее широкое распространение в растительном царстве. Эти опыты не показались убедительными Визнеру. Он выдвинул ряд возражений против метода «визирования меток», которым Дарвин пользовался при соответствующих своих исследованиях, и заменил его методом наблюдений за верхушкой органа при помощи горизонтального микроскопа, снабженного микрометрическим окуляром. Ясно, однако, что этот прием еще менее совершенен, чем метод Дарвина, так как он дает возможность регистрировать и измерять только те перемещения растущей верхушки органа, которые происходят в плоскости, перпендикулярной к оптической оси микроскопа. Поэтому неудивительно, что Визнер в своих опытах далеко не всегда мог наблюдать круговую нутацию.

Наиболее точное исследование в этой области принадлежит Фритцше (1899), который следил за передвижением верхушки различных растительных органов сверху, при помощи микроскопа, установленного в вертикальном положении, и, что особенно важно, помещал свои опытные растения в строго постоянные условия. Ему удалось обнаружить типичную круговую нутацию даже у одноклеточных органов — спорангиеносцев некоторых грибов. Были подтверждены и наблюдения Дарвина над высшими растениями. В настоящее время широкое распространение круговой нутации в растительном мире, впервые отмеченное Дарвином, можно считать общепризнанным и твердо установленным фактом.

Иначе обстоит дело с гипотезой Дарвина относительно превращения круговой нутации в другие формы движений, дающие растению возможность ориентировать свои органы в пространстве «целесообразно», т. е. применительно к тем или иным внешним условиям. Это предположение нашло себе мало сторонников. Пфеффер (1904, стр. 869) возражает против него на том основании, что в нем «не приняты в расчет существование и происхождение различных видов чувствительности (а также внутренних раздражений), которые (так же, как воспринимающие органы чувств у человека) обусловливают и делают возможным то, что способность к движениям используется для различных целей». Соглашаясь с тем, что у растущих органов изгибы возникают вследствие модификации уже существующих движений под влиянием внешних и внутренних раздражений, Пфеффер указывает, что во всех случаях, когда рост уже прекратился, «способность к движению пробуждается только под влиянием внешнего раздражения», как, например, при геотропических изгибах в узлах стебля злаков.

По поводу этих замечаний Пфеффера следует прежде всего напомнить, что существует огромная группа двигательных реакций так называемого вариационного типа, которые вообще от роста не зависят и которые, по мнению Дарвина, все же могли возникнуть путем видоизменения основной формы кругового движения. Далее необходимо иметь в виду, что Дарвин ставил своей задачей только доказать широкое распространение той первичной физиологической особенности растительного организма, которая могла послужить материалом для естественного отбора при выработке различных двигательных реакций приспособительного характера. Вопроса о происхождении специфических форм «чувствительности» он вообще не затрагивал, так как современная ему наука еще не располагала никакими данными для решения этой трудной проблемы.

Вент * указывает, что попытки Дарвина вывести различные формы движений растительного организма из круговой нутации не имели успеха, так как «в настоящее время такого рода объяснения никого больше не удовлетворяют». Здесь, так же, как и в замечаниях Пфеффера, мы встречаемся с явным непониманием и недооценкой того громадного значения, которое может и со временем, несомненно, будет иметь исторический подход к проблемам физиологии. Дать полную, хотя бы в значительной мере гипотетическую, картину развития той или иной физиологической функции не только в восходящем ряду современных растительных форм, но и в филогенетическом разрезе, — задача, ко-

* См. Kostytschew-Went, 1931, стр. 326.

нечно, несравненно более трудная, чем аналогичные построения в области морфологии, но в то же время и чрезвычайно важная. Современная физиология располагает еще слишком скудными сведениями для решения этой задачи хотя бы в общих чертах и в первом приближении, но мы не сомневаемся, что в более или менее отдаленном будущем такое решение станет вполне возможным. Большая заслуга Дарвина заключается в том, что он первый стал на этот путь и своим примером показал, как нужно подходить к исследованию вопросов исторической, или филогенетической, эволюционной физиологии. Можно с уверенностью сказать, что работа, выполненная Дарвином, при всех ее недостатках, была по плечу только исследователю крупнейшего масштаба, с широким кругозором, исключительной трудоспособностью и большой смелостью мысли.

Что можно сказать о гипотезе Дарвина с точки зрения современных наших представлений о природе двигательных реакций высших растений? Непрямолинейность роста органов, находящихся при постоянных внешних условиях, может быть вызвана либо неравномерным притоком питательных веществ к различным сторонам органа, либо неодинаковым распределением в нем химических регуляторов роста (в первую очередь, ростовых гормонов), либо, наконец, периодическими (или непериодическими) изменениями в физико-химических свойствах оболочек растущих клеток (вместе с прилегающим к этим оболочкам слоем протоплазмы). Вся совокупность современных знаний о механизме роста (см. Холодный, 1935, 1939; Бойсен-Иенсен, 1935) заставляет нас склоняться к мысли, что первенствующую роль среди всех этих факторов должны играть характер и способ распространения в зоне роста ростового гормона — ауксина.

Если стать на эту точку зрения, то легко себе представить, что ростовый гормон распространяется вдоль растущей зоны в базипетальном направлении не одинаково по всем клеткам, а преимущественно по одному или нескольким граничащим друг с другом продольным рядам паренхимных клеток, оказывающим в данный момент наименьшее сопротивление продвижению этого вещества. Усиленный рост этих клеток должен вызвать не только искривление органа в противоположную сторону, но, по нашему предположению, и некоторое увеличение сопротивления току гормона, который вследствие этого направится по другим путям, по другим продольным рядам клеток, где повторятся те же изменения. Коротко говоря, для объяснения круговой нутации было бы достаточно допустить, что увеличение концентрации ауксина в клетках, способных расти, вызывает в них не только усиленный рост, но и возрастающее сопротивление притоку новых количеств гормона из соседних клеток. С этим предположением хорошо согласуется и тот давно известный факт, что всякое ростовое искривление, если оно еще не зафиксировано окончательно вследствие прекращения роста в изогнувшемся участке, сопровождается усилением роста противоположной стороны органа, приводящим к его выпрямлению (явление так называемого автотропизма).

С точки зрения гормональной теории роста круговую нутацию можно, следовательно, рассматривать, как внешнее проявление закономерной реакции всякой способной расти клетки на действие ростового гормона при известной его концентрации. А так как круговая нутация наблюдается и у одноклеточных органов, то сказанное можно отнести и к каждому участку протоплазмы в клетке, как бы мал он ни был,

при условии, конечно, что этот участок непосредственно прилегает к способной расти клеточной оболочке.

Следует отметить, что и по Дарвину круговая нутация «каким-то неизвестным образом связана со способом роста растительных тканей» (см. начало главы V его работы).

Если принять изложенные здесь представления о внутреннем механизме круговой нутации, то гипотеза Дарвина о происхождении тропизмов и других ориентировочных движений растительного организма приобретает новый, гораздо более конкретный смысл.

В самом деле, согласно наиболее распространенным в настоящее время воззрениям на природу тропизмов, основная причина их заключается в том, что ток ростового гормона, проходящий по органу в направлении от верхушки его к основанию и снабжающий клетки этим необходимым для роста веществом, более или менее резко отклоняется в одну сторону, вызывая здесь ускорение роста и изгиб всего органа в противоположном направлении. Непосредственной причиной такого неравномерного распределения ауксина является, повидимому, электрофизиологическая поляризация тканей растения под влиянием того или иного внешнего фактора. Так, например, одностороннее освещение сообщает освещенной стороне органа отрицательный заряд, а затененной — положительный; под действием силы тяжести нижняя сторона органа, расположенного горизонтально, становится положительно, а верхняя — отрицательно заряженной и т. д. Эти экспериментально установленные данные положены в основу современной теории тропизмов, разработанной, главным образом, школой Вента в Утрехте (1926—1935) и автором настоящей статьи (1924—1933).

Возвращаясь к гипотезе Дарвина о превращении круговой нутации в различные формы ориентировочных движений, вызванных тем или иным внешним воздействием (по старой терминологии — раздражением), легко себе представить, каким образом могло осуществиться такое превращение в процессе филогенетических изменений того или иного вида.

Допустим, что предки какого-либо из современных видов, проростки которого отличаются теперь высокой фототропической «чувствительностью», например овса, обладали способностью к круговой нутации и, кроме того, реагировали на одностороннее освещение их верхушки (точнее, верхушки их колеоптиля) некоторой незначительной поляризацией тканей в месте воздействия света. Оба эти свойства у различных особей, несомненно, варьировали, как и все другие их морфологические и физиологические признаки. Те особи, у которых круговая нутация и поляризация тканей под влиянием одностороннего освещения были выражены сильнее, имели больше шансов на выживание, так как их проростки скорее могли пробиваться к свету сквозь мертвый покров прошлогодней растительности, покрывающий их сверху, или сквозь небольшие трещины в почве. Согласно основным положениям дарвиновской теории происхождения видов, естественный отбор должен был действовать в направлении закрепления и дальнейшего усиления этих полезных физиологических особенностей. Таким образом, в течение веков из индифферентного вначале, автономного кругового движения, при наличии некоторых изменчивых физиологических свойств протоплазмы, постепенно могла выработаться новая форма движения, которая уже представляла собой двигательную реакцию организма на определенное внешнее воздействие и имела

явно приспособительный (целесообразный) характер. То же самое, mutatis mutandis, можно отнести и к другим тропизмам.

Подводя итог всему сказанному о гипотезе происхождения ориентировочных движений растительного организма из видоизмененной круговой нутации, мы приходим к выводу, что эта гипотеза не только не противоречит данным современной науки, но и может служить исходной точкой для ряда экспериментальных исследований по вопросу о роли ростового гормона в автономных круговых движениях, о причинах автотропизма и о связи между скоростью роста клеток и способностью их пропускать ростовый гормон. Идея, высказанная Дарвином более полустолетия назад, несомненно, содержала в себе ценное ядро, если она до сих пор не утратила значения полезной рабочей гипотезы. Задача дальнейших исследований — выяснить те вопросы, которые она перед нами ставит, и наполнить схему, намеченную гениальным биологом, конкретным содержанием, отвечающим современному состоянию науки.

Обратимся теперь к другому вопросу, которому Дарвин уделил много места в своей книге и которому он придавал очень серьезное значение. Мы имеем в виду вопрос о так называемой «мозговой функции» корневой верхушки. Опыты, описанные Дарвином в III и XI главах его книги, привели его к выводу, что кончик корня (длиною около 2 мм) наделен способностью воспринимать действие различных внешних факторов и передавать его в выше лежащий участок зоны роста, где оно вызывает соответствующую двигательную реакцию в форме изгиба, определенным образом направленного по отношению к раздражителю. Таким образом, по Дарвину, в растущей части корня можно различать две зоны, сенсорную и моторную, причем из первой во вторую, на расстояние нескольких миллиметров может передаваться некоторый импульс, как результат полученного ею раздражения. Это дало Дарвину основание *сравнивать* корневую верхушку с центральной нервной системой (мозгом) низших животных. Отсюда, и укоренившееся в позднейшей литературе выражение «мозговая функция», которого в работе Дарвина мы нигде, однако, не встречаем.

Представление Дарвина о локализации чувствительности к различным внешним раздражениям в кончике корня и о передаче из него импульса к движению в соседнюю нечувствительную зону было совершенной новостью для того времени. Как правильно указывает Ротерт (1893, б), «принятие этой теории должно было бы произвести целый переворот в физиологии растений», так как она противоречила общепринятому мнению, что всякие внешние факторы действуют только непосредственно на те части, в которых они вызывают изгибы, и шла в разрез с господствовавшими тогда понятиями о раздражении. Поэтому неудивительно, что именно эта часть работы Дарвина вызвала резкую критику и многочисленные попытки повторить и проверить его опыты с соблюдением бо́льших предосторожностей и в технически более совершенной форме.

Особенно много критических замечаний, и на этот раз вполне основательных, было высказано по поводу тех опытов Дарвина, которые, по его мнению, доказывали высокую чувствительность корневой верхушки к *прикосновению твердых предметов* или к слабому *давлению* с их стороны. Как известно, Дарвин приклеивал к кончикам корней, сбоку, при помощи спиртового раствора шеллака или растворенного в воде гуммиарабика кусочки картона и другие твердые предметы и обнару-

жил во всех этих случаях резкие изгибы растущей части корня в сторону, противоположную приклеенным предметам. Эти опыты были повторены затем Визнером (1881) и учеником Сакса Детлефсеном (1881). Оба автора подтвердили правильность наблюдений Дарвина, но разошлись с ним в толковании полученных результатов. Визнер и Детлефсен склонялись к мысли, что причиной этих изгибов было одностороннее *повреждение* корневой верхушки, т. е., если пользоваться современной терминологией, они считали их травматотропическими.

Явление *травматотропизма* корней было впервые открыто Дарвином и описано им в той же работе (гл. III). Оказалось, что одностороннее поранение кончика корня или прижигание его ляписом вызывает ясные отрицательные изгибы, распространяющиеся вверх на всю зону роста.

Приклеивание кусочков картона спиртовым раствором шеллака, несомненно, должно было сопровождаться более или менее сильным повреждением или даже отмиранием поверхностных клеток корневой верхушки. Это показали и непосредственные наблюдения под микроскопом (Детлефсен, 1881). Нанесение на кончик корня капелек шеллака без картона также вызывало отрицательные изгибы, что, впрочем, наблюдал и сам Дарвин. С другой стороны, Визнер (1881) показал, что соприкосновение корневой верхушки с поверхностью твердого тела, например стекла, само по себе не вызывает никаких изгибов, даже если оно сопровождается довольно значительным давлением. Эти данные были подтверждены впоследствии автором настоящей статьи (Холодный, 1906), применявшим при своих опытах как гладкое, так и матовое стекло, и также не получившим никаких изгибов.

Однако объяснить травматотропизмом можно только те отрицательные изгибы, которые Дарвин наблюдал при пользовании шеллаком. В ряде других опытов он приклеивал картон водным раствором гуммиарабика. Это вещество, как показали контрольные опыты, безвредно и само по себе никаких изгибов не вызывает. Между тем, у корней с прикрепленными гуммиарабиком картонными или бумажными квадратиками наблюдались не менее сильные отрицательные изгибы, чем в опытах с шеллаком. Это явление, очевидно, не имело ничего общего с травматотропизмом и оставалось загадочным, пока не нашло себе объяснения в других опытах, описанных в цитированной выше моей работе 1906 г. (см. также Холодный, 1908). Маленькие кусочки писчей бумаги, тонкой древесной стружки и покровного стекла приклеивались к боковой поверхности кончиков корней белого лупина просто водой. Благодаря прилипанию они очень хорошо держались на своих местах. Стекло, как гладкое, так и матированное, не вызывало никаких изгибов, но корни, снабженные кусочками писчей бумаги и стружки, всегда резко изгибались в противоположную сторону, иногда на 90° и больше. Естественно возникло предположение, что причиною этих изгибов являются какие-то растворимые вещества, содержащиеся в дереве и бумаге и проникающие из них в клетки корневой верхушки. Чтобы проверить это предположение, обыкновенная писчая бумага была заменена тщательно промытой пергаментной, а стружка перед опытом сначала выщелачивалась в слабом растворе соляной кислоты, а затем промывалась дестиллированной водой. Оказалось, что корни, снабженные пергаментной бумагой, совсем не дают изгибов, а выщелоченная стружка заставляет изгибаться только незначительную часть

всех опытных корней и притом в гораздо более слабой степени, чем до выщелачивания. Далее было установлено, что если пергаментную бумагу перед опытом покрыть тончайшим слоем мелких частиц $MgCO_3$ или $CaCO_3$, то она вызывает у корней белого лупина резкие отрицательные изгибы в зоне роста.

Сопоставляя все эти данные, мы приходим к выводу, что изгибы, которые Дарвин наблюдал у корней, как следствие соприкосновения их верхушки с бумагой, приклеенной гуммиарабиком, имели хемотропический характер.

Таким образом, Дарвин, повидимому, ошибался, приписывая корню способность реагировать на слабое давление со стороны твердых предметов, с которыми соприкасается его верхушка, активными направленными движениями. Тонкая «тигмотропическая» чувствительность едва ли была бы полезна этому органу, постоянно окруженному более или менее грубыми частицами почвы, тогда как способность его изменять свое направление под влиянием различных химических агентов, несомненно, могла быть усовершенствована и закреплена отбором.

Следует отметить, что «хемотропическая чувствительность» корня, насколько можно судить по имеющимся данным (см. Холодный, 1908), повидимому, не представляет исключения из установленного Дарвином общего правила, т. е. локализована в кончике этого органа.

Большое внимание было уделено Дарвином также вопросу о распределении в корне *геотропической* чувствительности. Повторяя и видоизменяя старые опыты Цесельского (1871), он пришел к выводу, что только кончик корня является органом, воспринимающим действие силы тяжести, и что отсюда вверх по корню передается импульс, заставляющий нечувствительную к геоиндукции зону роста изгибаться в ту или другую сторону.

И эти опыты Дарвина дали повод к оживленной дискуссии, которая продолжалась много лет, пока не нашла себе завершения в исследованиях Пиккара (1904). Многочисленные возражения, выдвинутые против теории Дарвина о локализации геотропической чувствительности в кончике корня, основывались главным образом на критике примененных им методов: декапитации, или отрезывания, верхушки и прижигания ее ляписом. Одни авторы, как Визнер, указывали на то, что эти операции должны сопровождаться сильным замедлением роста корня (что, однако, оказалось неверным); другие искали причину отсутствия геотропических изгибов у декапитированных корней в «шоке», вызываемом поранением; третьи оспаривали самые факты, утверждая, что и обезглавленные корни способны реагировать изгибами на геоиндукцию.

После нескольких неудачных попыток применить более безобидные методы, например отгибание корневой верхушки под прямым углом к зоне роста с помощью надеваемых на корни стеклянных башмачков (Чапек, 1895), * Пиккару удалось, наконец, обойти все затруднения, воспользовавшись центрифугой. Корни располагались на центрифуге под углом в 45° к оси вращения, пересекая ее таким образом, что центробежная сила действовала на кончик корня в одном направлении, а на выше лежащий участок зоны роста в другом, прямо противоположном. Оказалось, что при быстром вращении корни

* Об этом методе см. Холодный, 1906.

изгибаются так, как будто центробежная сила действует только на корневую верхушку. Данные Пиккара вскоре были подтверждены другими исследователями, и таким образом вопрос был окончательно решен в пользу воззрений Дарвина.

Все эти многочисленные исследования, как за, так и против Дарвина, в настоящее время имеют уже только историческое значение. Самая трактовка вопроса о ростовых движениях растений, вызываемых действием силы тяжести (как и другими внешними факторами), в терминах «физиологии раздражимости», с применением таких понятий, как чувствительность, возбуждение и т. п., теперь, благодаря успешному развитию новой, гормональной теории тропизмов, представляется в значительной степени устарелой. По современным воззрениям роль корневой верхушки при геотропических и других ориентировочных движениях заключается в том, что она выделяет ростовый гормон, который распространяется по всей зоне роста и вызывает в ней изгибы, если различные стороны органа получают неодинаковое количество гормона вследствие поляризации растущих тканей силой тяжести или другими внешними факторами. Если в декапитированный корень, потерявший свою способность к геотропическим изгибам, ввести через поверхность разреза небольшое количество ауксина, то эта способность опять к нему возвращается. При этом безразлично, каким источником ауксина мы будем пользоваться. Можно, например, отрезавши корневые верхушки, заменить их кончиками колеоптилей, которые также выделяют ростовый гормон (Холодный, 1924). Можно вместо них насадить на поверхность среза агаровые кубики, пропитанные раствором ауксина. Во всех этих случаях декапитированные корни обнаруживают нормальную геотропическую реакцию, ничуть не уступая в этом отношении целым, неповрежденным корням тех же растений. Очевидно, что если подходить к геотропическим движениям с такой точки зрения, то вопрос, чувствительна или нечувствительна вся зона роста корня к «геотропическому раздражению», просто теряет свой смысл. Но установленный Дарвином факт, что вегетационная верхушка корня играет в этих движениях *особую роль*, все же остается в силе. И как мы вскоре увидим, Дарвин, с его гениальной способностью глубокого проникновения в скрытый смысл сложных биологических явлений, был очень близок к правильному пониманию этой роли, вполне совпадающему с современными воззрениями.

Дарвин исследовал также вопрос о *гидротропической* чувствительности корня, т. е. о его способности реагировать изгибами на неравномерное распределение влажности в окружающей среде. И в этом случае он пришел к заключению, что способностью воспринимать «гидротропическое раздражение» наделен только кончик корня, не более 2 мм длиной, тогда как участок, где совершается изгиб, такой чувствительностью не обладает. И эти опыты Дарвина были взяты под сомнение Визнером и Детлефсеном. Однако, уже Молиш (1883), применивший более совершенную методику при исследовании этого вопроса, пришел к таким же выводам, как Дарвин. Его данные были дополнены затем Пфеффером. Подробное исследование, произведенное Гукером (1915), также дало результаты, не противоречащие взглядам Дарвина.

Если подвести итоги всей длившейся много лет дискуссии по вопросу о специфической физиологической роли корневой верхушки, то мы увидим, что взгляды Дарвина, так горячо оспаривавшиеся целым

рядом исследователей, начиная с Сакса и Визнера, в конце концов восторжествовали по всей линии за исключением вопроса о «тигмотропической чувствительности» корня, т. е. способности его реагировать изгибами на чисто механический контакт с твердыми предметами, сопровождающийся более или менее значительным давлением. Однако и в этом случае все установленные Дарвином факты оказались верными, причем одна часть их нашла свое объяснение в им самим открытых явлениях травматотропизма, другая — была сведена к хемотропизму, существование которого было еще неизвестно Дарвину.

Сравнение кончика корня с «мозгом» низших животных казалось многим современникам Дарвина, даже из числа горячих сторонников его теории, весьма неудачным. Так, например, по мнению К. А. Тимирязева * это сравнение представляет собой неудачную «метафору», противную «той основной мысли Дарвина, которая побудила его сосредоточить в последние годы своей жизни всю свою научную деятельность на растении, так как именно на нем он мог показать существование отбора без наличности сознания». «Целый ряд немецких ботаников,— говорит далее К. А. Тимирязев,— пытался развить мысль Дарвина о сознании корня, откуда явилось учение об органах чувств у растений и, наконец, о его душе».

К. А. Тимирязев прав только в том отношении, что опыты Дарвина с корнями и колеоптилями были использованы некоторыми позднейшими физиологами (например, Франсе), как материал для обоснования их несомненно ошибочных представлений о наличии у растений элементарной психики (так называемая фитопсихология). Однако было бы совершенно ошибочно делать Дарвина ответственным за эту аберрацию научной мысли. Нигде, ни в одной из работ Дарвина, мы не находим никаких высказываний, которые позволяли бы заключить, что Дарвин допускал существование *сознания* у корня или у какого-либо другого растительного органа, или у растения в целом. Наоборот, из цитируемого нами ниже (стр. 27 этой статьи) замечательного места работы Дарвина о способности к движению у растений с полной очевидностью следует, что Дарвин подходил к описанным им явлениям передачи раздражения у растений, как подлинный материалист, и что он считал достаточным для объяснения этой передачи допустить выделение верхушкой органа особого *вещества*, переносящего действие внешнего фактора из клетки в клетку.

Эта мысль Дарвина, несомненно, ускользнула от внимания К. А. Тимирязева. Только этим можно объяснить, почему К. А. Тимирязев понял «метафору» Дарвина так же неправильно, как и те «фитопсихологи», против заблуждений которых Климент Аркадьевич сам всегда горячо ратовал.

Следует, наконец, отметить, что в свете новейших исследований о секреторной функции нервной системы сделанное Дарвином сравнение кончика корня с «мозгом» низших животных приобретает новый смысл: мы знаем теперь, что меристема точки роста корня обладает способностью выделять ауксин — вещество, играющее чрезвычайно важную роль при всех ориентировочных движениях этого органа. Отсутствующий у растений аппарат нервной регуляции жизненных явлений, повидимому, всецело заменен у них тончайшим механизмом

* К. А. Тимирязев, Сочинения, том IX, стр. 112—113. Сельхозгиз, 1939.

гормональных реакций, выполняющим полностью все те функции, которые в животном организме разделены между нервной системой и органами внутренней секреции.

Перейдем теперь к исследованиям Ч. Дарвина над *фототропизмом*. Как мы вскоре увидим, эти исследования оказали особенно глубокое влияние на дальнейшее развитие физиологии движений растительного организма. Идеи, высказанные великим биологом в этом разделе его работы, и его опытные данные послужили опорной точкой для ряда новых плодотворных усилий глубже проникнуть в природу двигательных реакций растений и привели в конце концов к тому блестящему расцвету всей физиологии роста и движений, свидетелями которого мы являемся в настоящее время.

Наиболее существенный успех, достигнутый Дарвином в его работе над фототропизмом, заключался, несомненно, в том, что ему удалось рядом остроумных опытов показать неправильность господствовавших в то время представлений о сущности фототропической реакции. Считалось твердо установленным, что эта реакция, т. е. изгиб, происходит только там, где на растение непосредственно действует свет. Дарвин, экспериментируя с проростками различных растений, обнаружил в них по отношению к действию одностороннего освещения такое же пространственное разделение сенсорной и моторной функций, какое раньше он описал для корней по отношению к другим раздражителям. По его данным, у таких объектов, как «семядоли» (колеоптили) овса или Phalaris, эпикотили вики, гипокотили капусты и целый ряд других, действие света воспринимается только верхушкой органа, тогда как двигательная реакция (изгиб) распространяется на всю зону роста. Отсюда следовало, что из чувствительной верхушки, вдоль органа, на довольно значительное расстояние, достигающее иногда нескольких сантиметров, распространяется какой-то стимул, вызывающий неравномерный рост различных сторон органа. Замечательно, что Дарвин, как бы предугадывая на несколько десятилетий вперед результаты дальнейшего анализа этих открытых им интереснейших явлений, совершенно ясно высказывает мысль, что в основе их должно лежать *распространение вдоль органа некоторого вещества, содержащегося в его верхушке* («These results seem to imply the presence of some matter in the upper part which is acted on by light, and which transmits the effects to the lower part».) Эта гениальная мысль, намечавшая, в сущности, целую программу дальнейших исследований, к сожалению, осталась незамеченной не только современниками, но и позднейшими авторами, работавшими в той же области. Более того, даже теперь, когда прошло уже более 20 лет со времени появления первых работ, подтвердивших блестящее предвидение Дарвина, когда мы знаем, что в верхушке колеоптилей злаков и других исследованных им растительных органов действительно содержится ауксин, распространяющийся в нижнюю часть этих органов и обусловливающий их фототропическую реакцию, цитированное нами замечательное место из работы Дарвина все еще остается неизвестным: по крайней мере, на него никто и нигде не ссылается.

Бойсен-Йенсен (1935), начиная свою монографию о ростовом гормоне с краткого описания только что упомянутых опытов Ч. Дарвина, совсем не останавливается на вопросе, как Дарвин представлял себе механизм передачи «фототропического раздражения». Единственное цитированное этим автором место из работы Дарвина содержит только

указание на то, что из верхней части колеоптиля (семядоли) злаков в нижнюю передается «некоторое влияние». Между тем эта цитата заимствована из той же главы книги Дарвина, где несколькими страницами дальше находится приведенная нами выше фраза о веществе, переносящем действие света из верхушки в нижнюю часть органа. Дальнейшую историю вопроса о передаче фототропического раздражения Бойсен-Йенсен излагает так, что у читателя невольно должно составиться представление, будто мысль о «материальной природе» этого явления впервые была высказана самим Бойсен-Йенсеном в 1911 году. Как мы видим, это совершенно не соответствует действительности: приоритет по отношению к этой идее бесспорно принадлежит Дарвину.

Вывод Дарвина о локализации фототропической чувствительности в верхушке проростков различных растений и о передаче вызванного светом «раздражения» по направлению к основной части органа был подвергнут ожесточенной критике со стороны Визнера (1881) в его книге, которую мы уже неоднократно цитировали выше. Однако, как правильно отмечает Ротерт (1893,а), аргументация Визнера «может показаться убедительной разве только тому, кто не читал критикуемой им главы Дарвина. Кто внимательно сравнивает аргументы обоих противников, тому критика Визнера доказывает главным образом только то, что автор руководствуется предвзятым мнением».

В самом деле, основной опыт Дарвина заключался, как известно, в том, что он затемнял верхушки чувствительных к свету органов различных проростков, надевая на них колпачки из станиоля или обертывая их выкрашенной в черный цвет кишечной перепонкой и т. п. Освещая затем такие проростки с одной стороны, Дарвин обнаружил, что они не образуют фототропических изгибов. Визнер, не отрицая правильности этих наблюдений Дарвина, пытается, однако, дать им иное толкование. По его мнению, роль верхушки при фототропических движениях сводится к тому, что она, изогнувшись к свету, своею тяжестью сдавливает переднюю (освещенную) и растягивает заднюю (затененную) сторону органа. Это чисто механическое действие изогнувшейся верхушки и является, по Визнеру, причиной неравномерного роста противоположных сторон нижней части органа. Если, следовательно, проросток с затемненной верхушкой при одностороннем освещении остается прямым, то это объясняется, по Визнеру, не тем, что только верхушка способна воспринимать действие света, как думал Дарвин, а тем, что при этих условиях отсутствует растяжение затененной стороны органа, необходимое для ускорения ее роста.

Этот свой вывод Визнер основывает на результатах опытов с проростками различных растений, которые он прикреплял перпендикулярно к горизонтальной оси клиностата и приводил во вращение (для устранения действия силы тяжести), одновременно освещая их с одной стороны. У этих проростков изгибалась к свету только верхняя их часть, в то время как у контрольных, выставленных на свет в вертикальном положении, изгиб распространялся на всю зону роста.

Мы упоминаем об этих опытах главным образом потому, что на них остановил свое внимание и Дарвин. В письме к Визнеру он говорит о «возможном источнике ошибок» при такой постановке опыта. Мы не знаем, какой именно источник ошибок Дарвин имел в виду, но Ротерт (1893,а), подвергший все аргументы, выдвинутые Визнером против Дарвина, обстоятельному разбору, совершенно правильно

отмечает, что проростки капусты в опытах Визнера только тогда не изгибались в нижней части (при вращении на клиностате и при одностороннем освещении), когда они имели в длину от 2 до 4 см. Более короткие стебли (1—1,5 см) и у него изгибались по всей длине. Между тем Дарвин как раз подчеркивает, что опыты необходимо ставить с молодыми растеньицами, не длиннее 1,25 см, потому что у более старых базальная часть стебля скоро перестает изгибаться. Таким образом, эти опыты Визнера в сущности совсем не противоречат данным Дарвина, а скорее их подтверждают.

Не более убедителен другой опыт Визнера из той же серии. Молодые ростки капусты были помещены на клиностат так же, как в только что упомянутых опытах, и одни из них были освещены сбоку во всю длину, тогда как у других нижняя их половина затемнялась и была освещена только верхушка. Через 1,5 часа первые оказались изогнутыми к источнику света по всей длине, а у вторых изогнулась только верхушка, затемненная же часть осталась совершенно прямой. Отсюда Визнер также заключает об отсутствии передачи фототропического раздражения из верхушки в базальную часть. Ротерт указывает на недостаточную продолжительность этого опыта (1,5 часа), как на главный его недостаток. Его собственные эксперименты, поставленные по тому же плану, но технически более совершенные, дали результаты, подтвердившие теорию Дарвина.

Наконец, следует отметить, что «рост вследствие растяжения» (Zugwachstum), к которому Визнер так часто прибегает в своей аргументации против Дарвина, по данным Ротерта, посвятившего этому вопросу ряд специальных опытов, оказался вовсе несуществующим.

Этих примеров достаточно, чтобы показать, на каком шатком основании покоятся все возражения, выдвинутые Визнером против воззрений Дарвина, и нельзя не согласиться с Ротертом, когда он говорит, что «вся оппозиция Визнера... вызвана, в сущности, предвзятым мнением: по Визнеру гелиотропизм, так же как геотропизм и все тому подобные движения, не есть явление раздражения, и, следовательно, передача гелиотропического раздражения есть абсурд; поэтому Дарвин должен быть неправ во что бы то ни стало».

Работа самого Ротерта («О гелиотропизме» 1893, немецк. изд. 1894), внося некоторые поправки и дополнения к данным Дарвина, в основном привела к полной реабилитации его взглядов. Поставленные с соблюдением всех предосторожностей и с применением более совершенной методики, опыты этого добросовестного и точного исследователя сыграли большую роль в истории учения о движениях растений главным образом тем, что они сразу подняли доверие к результатам Дарвина, несколько дискредитированным в глазах физиологов критическими выступлениями Сакса и Визнера, и дали толчок к дальнейшим работам в этой области. К сожалению, Ротерт все же находился под сильным влиянием идеалистического направления в «физиологии раздражимости», главным представителем которого в конце XIX столетия был крупнейший немецкий физиолог Пфеффер. Это обстоятельство, несомненно, помешало ему подметить и развить те зачатки будущей материалистической теории тропизмов, которые содержались в исследованиях Дарвина и были им так ясно сформулированы в цитированном нами выше месте его книги. Понадобилось еще около 20 лет упорной работы целого ряда исследователей (см. Холодный, 1935, 1939; Бойсен-Йенсен, 1935) для того, чтобы научная мысль и

в этой области могла, наконец, порвать с традиционными механистическими и идеалистическими воззрениями и вступить на путь построения новой теории двигательных реакций растительного организма, всецело основанной на классических исследованиях Ч. Дарвина. Вся новейшая история этого отдела физиологии растений, вплоть до наших дней, представляет собой, в сущности, не что иное, как постепенное развитие плодотворной идеи Дарвина об истинной природе «передачи раздражений» в растительных органах, постепенную реализацию той программы дальнейших исследований, которая содержалась в его немногословных, но совершенно ясных высказываниях на эту тему. И в настоящее время мы являемся свидетелями того, как новые идеи, родоначальником которых был Дарвин, быстро перерастают рамки «физиологии раздражимости» и начинают охватывать все более и более широкий круг вопросов, постепенно распространяясь на все учение о росте и развитии растительного организма. В задачу нашего очерка не входит анализ этого еще не закончившегося процесса, и мы ограничимся здесь указанием на то, что все последние достижения в этой области, тесно связанные с развитием учения о растительных гормонах, стали возможны только благодаря тому, что современная наука твердо вступила, наконец, на путь, намеченный гением величайшего биолога нашей эпохи.

Из других результатов, полученных Ч. Дарвином при его исследованиях над фототропизмом, следует отметить выводы, относящиеся к вопросу о роли света, как возбудителя фототропических изгибов. Сакс, исходя из аналогии между геотропизмом и фототропизмом, отстаивал взгляд, что решающее значение для фототропической реакции имеет *направление света*. Дарвин на основании своих опытов с колеоптилями, у которых одна половина (по всей длине) была густо закрашена тушью и которые освещались с боков, в направлении плоскости раздела между закрашенной и незакрашенной частями, пришел к заключению, что фототропический изгиб зависит в первую очередь от *разницы в интенсивности освещения* двух противоположных сторон органа. Опыты Дарвина вызвали некоторые возражения, и поднятый им вопрос неоднократно привлекал к себе внимание других физиологов, которые пытались решить его, видоизменяя и совершенствуя предложенную Дарвином методику. Из более новых исследований на эту тему отметим работы Будера (1920) и Гуттенберга (1922). Оба они пришли к выводу, что Дарвин был прав. В настоящее время огромное большинство физиологов разделяет эту точку зрения.

Заканчивая обзор главнейших откликов, вызванных работой Дарвина о способности растений к движениям, следует остановиться еще на некоторых критических замечаниях, содержащихся в книге известного немецкого ботаника Гёбеля «Entfaltungsbewegungen der Pflanzen» (2 изд., 1924). Гёбель — противник всякой телеологической трактовки как морфологических особенностей растительного организма, так и его движений. Телеология, даже в дарвиновском понимании, по его мнению, неприемлема потому, что она часто приводит к ошибочному толкованию различных движений, что существуют и совершенно бесполезные движения и что дарвиновское объяснение многообразия наблюдаемых приспособлений вообще недостаточно по ряду причин. Гёбель указывает, что развитие сложных и разнообразных «приспособлений», которыми все же достигается не больше, чем другими значительно более простыми устройствами (Einrichtungen), может быть по-

нято лишь в том случае, если принять, что филогенетическое развитие этих форм и движений было с необходимостью обусловлено *внутренними* свойствами отдельных растительных групп, а отнюдь не накоплением случайно возникших полезных изменений. Этот процесс, по его мнению, должен иметь определенную «направленность», зависящую от врожденных особенностей каждой данной группы растений, и роль отбора сводится только к устранению всего «нецелесообразного».

Все эти замечания естественно вытекают из общих установок Гёбеля, который уже в первых своих работах (см., например, его «Pflanzenbiologische Schilderungen», 1889) занял отчетливо-антидарвинистическую позицию и не сходил с нее до конца своей научной деятельности. Его расхождение с Дарвином во взглядах на причины эволюции распространялось на все основные понятия и идеи эволюционной теории. Отрицая полностью основные положения дарвинизма, Гёбель не сделал, однако, попытки дать какую-либо другую теорию для объяснения «многообразия» форм организованной природы. Природа, по его словам, творит эти формы, «как художник», руководствующийся в своей деятельности не принципом полезности, а только «внутренними влечениями». Охватить эту «творческую работу» природы единой теорией, вскрыть господствующие в ней закономерности, по существу, невозможно. «Что живое существо, говорит Гёбель (1924), представляет собой „целое", способное к „саморегулированию" и развитию и своеобразно реагирующее на воздействия внешнего мира,—это свойства, которые опыт обнаруживает в *каждом* организме и которые мы никакой теорией не можем объяснить, или сделать понятными». Этот откровенный агностицизм не спасает, однако, антидарвиниста Гёбеля от явных противоречий. Горячо ратуя против всякой телеологии, он, в конце концов, все же, как мы видели, вводит в свои рассуждения понятие «нецелесообразного», неизбежно предполагающего существование и своей антитезы — целесообразных устройств, или приспособлений в смысле Дарвина.

Необходимо отметить также, что Дарвин отнюдь не отрицал существования «бесполезных» или индифферентных движений. К числу таких движений, с его точки зрения, можно было бы отнести прежде всего круговую нутацию у очень большого числа растений и растительных органов, у которых она не приобрела характера «приспособительного» движения, обслуживающего ту или иную функцию организма на определенной стадии его развития и при определенном сочетании внешних условий. Не отрицал Дарвин и значения *внутренних особенностей*, предопределяющих возникновение таких движений: как мы уже видели, широкое распространение круговой нутации, по его мнению, объясняется не чем иным, как причинной связью этого движения с внутренним механизмом роста растительных тканей. Самая универсальность кругового движения, по Дарвину, свидетельствует о том, что оно не могло возникнуть как приспособительная реакция на воздействия внешней среды.

Особенно подробно Гёбель останавливается на открытых Дарвином травматотропических движениях корня, вызываемых односторонним повреждением его верхушки. Он указывает на то, что в естественных условиях, в почве, такого рода движения должны происходить крайне редко и, если они и происходят, то не могут приносить растению никакой пользы. Следовательно, по мнению Гёбеля, они не могли и возникнуть как результат естественного отбора. При этом, однако, Гёбель

упускает из виду, что способность корня реагировать изгибом на одностороннее повреждение его верхушки могла развиться, как косвенное следствие другой физиологической особенности, безусловно полезной для вида и имеющей явно приспособительный характер, которая могла, следовательно, выработаться путем естественного отбора. Мы имеем в виду «хемотропическую чувствительность» корневой верхушки. Относительно полезности ее для органа, проводящего всю свою жизнь в почве, — среде с необычайно изменчивым и неодинаковым в различных местах химическим составом, — едва ли, конечно, могут возникнуть сомнения. При отмеченной нами выше необычайно тонкой чувствительности корня к минимальным количествам разнообразных органических и неорганических соединений естественно допустить, что в основе травматотропических изгибов лежит ростовая реакция на те или иные вещества, образующиеся в поврежденных клетках и отсюда диффундирующие в здоровые ткани. Другое объяснение травматотропической реакции, предложенное мною в 1931 г., основано на том факте, что всякое поранение живых растительных тканей сопровождается возникновением электрической полярности между здоровыми и поврежденными частями, что, в свою очередь, должно приводить к неравномерному распределению ростового гормона в растущей зоне органа. И в этом случае травматотропизм можно было бы рассматривать, как косвенное, вторичное следствие некоторых изменений, непосредственно связанных с двигательными реакциями, имеющими безусловно приспособительный, целесообразный характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В предыдущих главах мы стремились дать читателю более или менее законченное представление о громадной работе, проделанной Ч. Дарвином при его исследованиях над движениями растений. Мы видели, что эти исследования, несмотря на некоторые их недостатки, послужили одним из наиболее крупных и прочных камней в том фундаменте, на котором современная наука строит не только учение о росте и двигательных реакциях растений, но и новую, во времена Дарвина существовавшую только в зародыше, физиологию развития растительного организма. Значение этих работ Дарвина не было надлежащим образом понято его современниками, и только теперь, оглядываясь на путь, пройденный наукой в течение последних 50 лет, мы можем дать им более или менее правильную и объективную оценку. Мы могли убедиться, что установленные Дарвином факты и в еще большей степени высказанные им идеи и догадки представляют собой богатство, до сих пор не в полной мере использованное наукой. С этой точки зрения вполне своевременно появление на русском языке в новом издании этих ценных исследований великого ученого, представляющих, по справедливому замечанию профессора Грина (1909), «великолепный вклад в науку».

Можно высказать уверенность, что не одно поколение молодых советских биологов будет изучать и осваивать это оставленное нам Дарвином наследство и черпать в нем мысли и побуждения для дальнейшей работы.

Но рассмотренные нами исследования Дарвина поучительны еще и в других отношениях. Они навсегда останутся непревзойденным образцом того, как можно с самыми простыми средствами успешно ре-

шать сложные научные вопросы, если подходить к ним с методологически правильных позиций. Какие для этого нужны условия, этому тоже учит нас Дарвин своим примером. Нужна прежде всего революционная смелость мысли, соединенная с отсутствием предвзятых идей. Это, конечно, не значит, что исследователь должен отказаться от всякой руководящей идеи или рабочей гипотезы. Наоборот, такие теоретические предпосылки или опорные точки совершенно необходимы, так как без них никакое исследование не может подняться над уровнем примитивного эмпиризма, элементарного коллекционирования фактов. Дарвин в письме к Аза Грею от 29 октября 1864 г. с удовлетворением отмечает, каким «прекрасным руководителем» при наблюдениях над лазящими растениями было для него «твердое убеждение в изменяемости видов».

Другим существенным условием блестящих результатов, достигнутых Дарвином в его работе над движениями растений, как, впрочем, и при других его исследованиях, был не оставлявший его до глубокой старости энтузиазм естествоиспытателя, способность всецело, со всепоглощающим интересом отдаваться своей работе. «Я весь горю над моей работой», — пишет Ч. Дарвин Тизельтон Дайеру летом 1878 г. в разгаре своих опытов над движениями растений. А когда осенью 1860 г. он приступил к наблюдениям над насекомоядными растениями, то в письме к Ляйеллю отмечает, что теперь росянка (Drosera) интересует его «больше, чем происхождение всех видов на свете». Этот исключительный по своей силе интерес к объекту исследования, неустанное сосредоточение на нем всех мыслей и всего внимания делают понятной в свою очередь ту способность глубокого проникновения в самые тонкие, интимные особенности сложных биологических явлений, которая характерна для Дарвина в большей мере, чем для любого из выдающихся натуралистов его эпохи, и которая сближает его с другим титаном естественнонаучной мысли, нашим соотечественником И. П. Павловым.

Нельзя не удивляться также громадной настойчивости, проявленной Дарвином при его работе над движениями растений, настойчивости, не останавливавшейся ни перед трудностями экспериментального характера, ни перед необходимостью подвергнуть исследованию огромный опытный материал, охватывающий представителей почти всех важнейших групп высших растительных организмов. Этот колоссальный размах работы — также одна из отличительных черт Дарвина, которая могла бы послужить уроком для большинства современных физиологов, обычно ограничивающих круг своих исследований опытами с несколькими «излюбленными» или «классическими» объектами.

Наконец, необходимо отметить еще одну характерную особенность Дарвина, как исследователя, которая и в интересующих нас здесь его работах неоднократно находила себе яркое выражение. Мы имеем в виду его строгую объективность и беспристрастность, готовность в любое время изменить свои взгляды, если они пришли в противоречие с новыми фактами, установленными им самим или другими исследователями. В этом отношении заслуживает внимания одно место из цитированного уже нами раньше письма его к Визнеру от 25 октября 1881 г. по поводу критических замечаний этого последнего на работу Дарвина о способности растений к движениям. Дарвин пишет, что он хотел бы иметь достаточно сил и решимости, чтобы предпринять ряд новых опытов и опубликовать их результаты с полным отречением от собственных ошибок, если он в таковых убедится. И это не было, конечно, просто

фразой: внимательному читателю произведений Дарвина хорошо знакома его привычка с исключительной добросовестностью отмечать и исправлять все ошибки или неточности, вкравшиеся в другие, ранее опубликованные его работы.

Отмеченные нами черты гениального исследователя природы и мыслителя кладут свой отпечаток на все его работы, в том числе и на посвященные движениям растений. Вот почему чтение и изучение их имеет большое воспитательное значение и может быть горячо рекомендовано всякому начинающему натуралисту: в них и в стоящем за ними бессмертном образе их великого творца он увидит яркое воплощение тех основных особенностей характера и темперамента и того отношения к науке, которые И. П. Павлов в своем знаменитом предсмертном письме к советской молодежи объявляет непременным условием серьезного успеха в научной работе. *

Н. Г. Холодный

* Список цитированной литературы см. в конце «Примечаний» к настоящему тому (стр. 536).

ДВИЖЕНИЯ И ПОВАДКИ ЛАЗЯЩИХ РАСТЕНИЙ



ЧАРЛЗА ДАРВИНА

МАГИСТРА НАУК,

ЧЛЕНА КОРОЛЕВСКОГО ОБЩЕСТВА

И ПР.

☼

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта небольшая работа впервые появилась в девятом томе «Journal of the Linnean Society», вышедшем в свет в 1865 г.[1] Здесь она воспроизводится в исправленном и, надеюсь, более удобопонятном виде, дополненная некоторыми новыми фактами. Рисунки сделаны моим сыном Джорджем Дарвином. После опубликования моей статьи Фриц Мюллер прислал Линнеевскому обществу (Journal, vol. IX, стр. 344) некоторые интересные наблюдения над лазящими растениями южной Бразилии, на которые я буду часто ссылаться.[2] Недавно в «Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg», Heft III, 1873, появились две важных статьи Гуго де Фриза, касающиеся главным образом различия в росте между верхней и нижней сторонами усиков и механизма движения вьющихся растений. Эти статьи необходимо тщательно изучить каждому, кто интересуется этим вопросом, так как я могу здесь коснуться лишь наиболее важных пунктов. Этот превосходный наблюдатель, так же как и профессор Сакс, * приписывает все движения усиков быстрому росту на одной их стороне; но, по причинам, указанным в конце четвертой главы моей книги, я не могу признать это верным по отношению к движениям, вызываемым прикосновением. Чтобы познакомить читателя с тем, какие пункты наиболее интересовали меня, могу обратить его внимание на некоторые растения, снабженные усиками, например на *Bignonia capreolata*, Cobaea, Echinocystis и Hanburya, которые обнаруживают самые прекрасные приспособления, какие только можно найти в любом из отделов царства природы. Весьма интересен также тот факт, что у *Corydalis claviculata* и у обыкновенной виноградной лозы на одном и том же экземпляре растения можно наблюдать переходные состояния между органами, приспособленными к весьма различным функциям; эти случаи служат яркой иллюстрацией принципа постепенной эволюции видов.

* Недавно (1875) появился английский перевод «Lehrbuch der Botanik» профессора Сакса под заглавием «Text-Book of Botany». Это ценный подарок для всех любителей естествознания в Англии.

ДОБАВЛЕНИЕ К ПРЕДИСЛОВИЮ (1882)[3]

После напечатания настоящего издания появились две статьи, принадлежащие выдающимся ботаникам: Швенденеру «Das Winden der Pflanzen» (Monatsberichte der Berliner Akademie, Dez. 1881) и Ю. Саксу «Notiz über Schlingpflanzen» (Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II, S. 719, 1882). Мнение, «что способность к круговому движению, которой обусловливается лазание большинства растений, присуща, хотя бы и в неразвитом состоянии, почти всем представителям растительного царства» (Лазящие растения, стр. 152), было подтверждено наблюдениями над круговой нутацией, опубликованными впоследствии в книге «Способность к движению у растений».

THE JOURNAL

OF

THE LINNEAN SOCIETY.

On the Movements and Habits of Climbing Plants. By Charles Darwin, Esq., F.R.S., F.L.S. &c.

[Read February 2, 1865.]

Table of Contents.

I was led to this subject by an interesting, but too short, paper by Professor Asa Gray on the movements of the tendrils of some Cucurbitaceous plants*. My observations were more than half completed before I became aware that the surprising phenomenon of the spontaneous revolutions of the stems and tendrils of climbing plants had been long ago observed by Palm and by Hugo von Mohl†, and had subsequently been the subject of two

* Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences, vol. iv. Aug. 12, 1858, p. 98.

† Ludwig H. Palm, Ueber das Winden der Pflanzen; Hugo von Mohl, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, 1827. Palm's

Заглавная страница первого издания работы Ч. Дарвина «О движениях и повадках лазящих растений» («The Journal of the Linnean Society. Botany» [вып. 1, стр. 1, 1865], том IX, Лондон, 1867).

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА I

Вьющиеся растения

ГЛАВА II

Растения-листолазы

ГЛАВА III

Растения с усиками

ГЛАВА IV

Растения с усиками

(Продолжение)

ГЛАВА V

Растения, лазящие с помощью крючков и корней.— Заключительные замечания

ИСПРАВЛЕНИЯ

На стр. 59, 62, 66, 73 указывается на предполагаемое ускорение кругового движения по направлению к свету. Из наблюдений, приведенных в моей книге «Способность к движению у растений» (стр. 441—442), явствует, что эти заключения были сделаны на основании недостаточных наблюдений и ошибочны. [Страницы англ. изданий заменены соответствующими страницами настоящего тома.— *Ред.*]

[1882] [*Ч. Дарвин*]

THE

MOVEMENTS AND HABITS

OF

CLIMBING PLANTS.

By CHARLES DARWIN, M.A., F.R.S.,

ETC.

SECOND EDITION, REVISED.

WITH ILLUSTRATIONS

LONDON:

JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.

1875

Титульный лист второго издания (1875) работы Ч. Дарвина «Движения и повадки лазящих растений».

ДВИЖЕНИЯ И ПОВАДКИ ЛАЗЯЩИХ РАСТЕНИЙ

ГЛАВА I

ВЬЮЩИЕСЯ РАСТЕНИЯ

Вступительные замечания. — Описание обвивания у хмеля. — Закручивание стеблей. — Природа кругового движения и способ восхождения стебля. — Стебли, не обладающие раздражимостью. — Скорость кругового движения у различных растений. — Толщина подпорки, вокруг которой обвиваются растения. — Виды, представляющие уклонение в характере кругового движения.

Меня побудила заняться этим вопросом интересная, но краткая статья профессора Аза Грея о движениях усиков некоторых Cucurbitaceae * [тыквенных]. Мои наблюдения были закончены более чем наполовину, когда я узнал, что удивительное явление самопроизвольного кругового перемещения стеблей и усиков у лазящих растений уже давно наблюдалось Пальмом и Гуго фон-Молем ** и затем было предметом двух статей Дютроше. *** Тем не менее, я думаю, что мои наблюдения, основанные на исследовании более чем сотни весьма различных современных видов, содержат достаточно нового, чтобы я счел себя в праве опубликовать их.

Лазящие растения можно разделить на четыре класса. Во-первых, такие, которые обвиваются спирально вокруг подпорки без помощи какого-либо другого движения. Во-вторых, снабженные раздражимыми органами, обхватывающими предмет, с которым они соприкасаются; этими органами служат видоизмененные листья, ветки или цветочные ножки. Но иногда эти два класса до известной степени переходят один в другой. Третий класс составляют растения, взбирающиеся вверх исключительно при помощи крючков, а четвертый — те, которые пользуются для этого корешками; но так как растения, принадлежащие к этим двум классам, не обнаруживают никаких специальных движе-

* «Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences», vol. IV, Aug. 12, 1858, p. 98.

** Ludwig H. Palm, «Ueber das Winden der Pflanzen»; Hugo von Mohl, «Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen», 1827. Трактат Пальма был опубликован лишь несколькими неделями раньше сочинения Моля. См. также «The Vegetable Cell» Г. Ф. Моля (перевод Генфри), стр. 147 до конца.

*** «Des Mouvements révolutifs spontanés» etc., «Comptes Rendus», tome XVII (1843), p. 989; «Recherches sur la Volubilité des Tiges» etc., tome XIX (1844), p. 295.

ний, то они представляют мало интереса, и потому, когда я говорю о лазящих растениях, я имею в виду обыкновенно первые два больших класса.

Вьющиеся растения

Этот отдел самый обширный и, несомненно, представляет собою первоначальное и простейшее состояние для всего класса [лазящих растений]. Мои наблюдения лучше всего описать на нескольких частных примерах. Когда росток хмеля (*Humulus lupulus*) поднимается из земли, то первые два или три колена, или междоузлия, бывают прямы и остаются неподвижными; но уже на образующемся вслед за ними, хотя и очень молодом, междоузлии можно видеть, как оно начинает изгибаться в одну сторону и затем медленно перемещается по кругу, обращаясь ко всем точкам горизонта и двигаясь, подобно часовой стрелке, по солнцу. Вскоре это движение достигает нормальной полной скорости. В семи наблюдениях, производившихся в течение августа над побегами, образованными одним растением, которое было срезано, и в течение апреля — над другим растением, средняя скорость в жаркую погоду и днем равнялась 2 часам 8 минутам для каждого оборота, причем ни в одном случае не наблюдалось сильного уклонения от этой цифры. Это круговое движение продолжается в течение всего времени роста растения; но каждое отдельное междоузлие, старея, перестает двигаться.

Чтобы установить более точно, каков общий размер движения, совершаемого каждым междоузлием, я день и ночь держал одно растение, посаженное в горшок, в хорошо натопленной комнате, в которой я оставался все время из-за болезни. Длинный побег перерос колышек, служивший подпоркой, и безостановочно кружился. Тогда я взял колышек подлиннее и привязал к нему побег, оставив свободным только одно очень молодое междоузлие в $1^3/_4$ дюйма длиною. Это последнее было почти вертикальным, так что нелегко было наблюдать его круговое перемещение; но оно несомненно двигалось: та сторона междоузлия, которая была одно время выпуклой, сделалась вогнутой, что, как мы увидим потом, служит верным признаком кругового движения. Я склонен думать, что оно сделало по меньшей мере один полный оборот в течение первых 24 часов. На другой день рано поутру положение междоузлия было отмечено, и в течение девяти часов оно совершило второй оборот; к концу его оно двигалось гораздо быстрее, а третий круг был пройден вечером в течение трех с небольшим часов. Так как на следующее утро я нашел, что побег совершил один оборот в 2 часа 45 минут, то он должен был проделать за ночь четыре оборота, полагая на каждый в среднем несколько более трех часов. Должен прибавить, что температура в комнате испытывала лишь незначительные колебания. За это время побег вырос на $3^1/_2$ дюйма в длину, и на конце его находилось молодое междоузлие в 1 дюйм длиною, которое обнаруживало небольшие изменения в своей кривизне. Следующий, т. е. девятый, оборот был совершен в 2 часа 30 минут. Начиная с этого момента, было уже легко наблюдать круговые движения. Тридцать шестой оборот совершился с обычною скоростью; она сохранилась и при последнем, тридцать седьмом, обороте, который, однако, не был закончен: междоузлие внезапно выпрямилось и, передвинувшись по направлению к центру, осталось неподвижным. Я привязал груз к его верхнему концу, чтобы слегка согнуть его и таким образом подметить движение; но его не оказалось.

За несколько времени до того, как последний оборот был доведен до половины, *нижняя* часть междоузлия перестала двигаться.

Прибавлю еще несколько замечаний, чтобы закончить то, что необходимо сказать об этом междоузлии. Оно двигалось в течение пяти дней, но самые быстрые движения, наступившие по окончании третьего оборота, продолжались трое суток и 20 часов. Правильные обороты, с девятого по тридцать шестой включительно, совершались в среднем за 2 часа 31 минуту; но погода была холодная, что отражалось и на температуре комнаты, в особенности ночью, и следовательно немного замедляло скорость движения. Было только одно неправильное движение, которое заключалось в том, что стебель после необычайно медленного вращения [4] быстро передвинулся лишь на часть круга. После семнадцати оборотов междоузлие выросло в длину с $1^3/_4$ до 6 дюймов, и на его конце образовалось другое междоузлие в $1^7/_8$ дюйма длиною, которое чуть заметно двигалось; а это последнее несло весьма маленькое концевое междоузлие. После двадцать первого оборота предпоследнее междоузлие равнялось $2^1/_2$ дюймам в длину, и, вероятно, его обороты длились приблизительно по три часа. Во время двадцать седьмого оборота нижнее, все еще двигавшееся, междоузлие равнялось $8^3/_8$, предпоследнее $3^1/_2$ и последнее $2^1/_2$ дюймам в длину; наклон всего побега был таков, что последний описывал круг в 19 дюймов в диаметре. Когда движение прекратилось, нижнее междоузлие равнялось 9 дюймам, а предпоследнее 6 дюймам в длину; таким образом, начиная от двадцать седьмого и кончая тридцать седьмым оборотом включительно, три междоузлия одновременно совершали круговые движения.

Нижнее междоузлие, перестав вращаться, приняло вертикальное положение и утратило гибкость; но так как весь побег был оставлен неподвязанным, то он со временем изогнулся и принял почти горизонтальное положение; при этом кончик верхних, не переставших расти, междоузлий продолжал вращаться, но, конечно, уже не вокруг прежнего центра, которым являлся колышек, служивший подпоркой. Перемещение центра тяжести кончика, по мере его кругового вращения, сообщало легкое и медленное колебательное движение длинному горизонтальному побегу, и я сначала счел это движение за самопроизвольное. По мере разрастания побега он все больше и больше свисал книзу, между тем как растущий и вращающийся конец все сильней и сильней загибался кверху.

Мы видели, что у хмеля три междоузлия одновременно совершали круговое движение; то же замечалось и у большинства растений, которые я наблюдал. У всех у них, когда они были вполне здоровы, вращались два междоузлия, так что в то время, как нижнее прекращало круговое движение, следующее, лежащее над ним междоузлие находилось в самом разгаре деятельности, между тем как верхушечное только что начинало двигаться. С другой стороны, у *Hoya carnosa* повислый побег в 32 дюйма длиною с неразвитыми листьями, состоявший из семи междоузлий (считая в том числе и маленькое концевое в 1 дюйм длиною), медленно, но безостановочно колебался из стороны в сторону, описывая полукруг, в то время как концевые междоузлия совершали полные круговые движения. Это колебательное движение несомненно зависело от движения нижних междоузлий, которое, однако, не было настолько сильным, чтобы обернуть весь побег вокруг центральной подпорки. Достоин упоминания также следующий случай с другим растением из Asclepiadaceae, именно с *Ceropegia Gardnerii*. Я предоставил верхуш-

ке расти почти в горизонтальном направлении до 31 дюйма в длину; она состояла теперь из трех длинных междоузлий и заканчивалась двумя короткими. Вся она совершала круговое движение против солнца (в направлении, противоположном движению хмеля), причем каждый оборот длился от 5 часов 15 минут до 6 часов 45 минут. Самый кончик описывал при этом круг более 5 футов (62 дюйма) в диаметре и 16 футов в окружности, перемещаясь в час на 32 или 33 дюйма. Так как погода была жаркая, то растение было оставлено на моем рабочем столе, и было интересно следить за тем, как длинный побег описывал этот большой круг, днем и ночью, в поисках какого-нибудь предмета, вокруг которого он мог бы обвиться.

Если мы возьмем молодое растущее деревцо, мы, конечно, можем последовательно нагибать его во все стороны так, чтобы верхушка описывала круг, подобно вершине растения, совершающего круговое движение самопроизвольно. Вследствие этого движения деревцо отнюдь не будет закручиваться вокруг своей оси. Я упоминаю об этом вот почему: если нарисовать черную точку на коре с той стороны, которая приходится кверху, когда деревцо наклонено к туловищу лица, захватившего его рукой, то эта черная точка постепенно вращается, по мере того, как описывается круг, опускается на нижнюю сторону и снова переходит на верхнюю, когда круг заканчивается; это производит ложное впечатление закручивания, которое некоторое время вводило меня в заблуждение при наблюдении самопроизвольного кругового движения растений. Внешность была тем более обманчива, что оси почти всех вьющихся растений бывают на самом деле закручены и притом в том же направлении, в каком совершается самопроизвольное круговое движение. Так, например, междоузлие хмеля, про который я рассказал выше, сначала ничуть не было закручено, как это можно было видеть по ребрышкам на его поверхности; но когда после 37-го оборота оно выросло до 9 дюймов в длину и его круговое движение прекратилось, оно оказалось трижды закрученным вокруг своей оси «по солнцу»; с другой стороны, обыкновенный Convolvulus [вьюнок], совершающий круговое движение в сторону, противоположную хмелю, закручивается в противоположном направлении.

Поэтому неудивительно, что Гуго фон Моль (стр. 105, 108 и т. д.) считал закручивание оси причиной кругового движения; однако невозможно, чтобы троекратное закручивание оси у хмеля вызвало тридцать семь оборотов. Кроме того, круговое движение началось на молодом междоузлии раньше, чем можно было заметить хотя бы малейшее закручивание оси. Междоузлия одного молодого экземпляра Siphomeris и Lecontea вращались в течение нескольких дней и, однако, закрутились вокруг своих осей лишь один раз. Лучшим доказательством того, что не закручивание вызывает круговое движение, служат, впрочем, многие растения, лазящие при помощи листьев или снабженные усиками (например, *Pisum sativum*, *Echinocystis lobata*, *Bignonia capreolata*, *Eccremocarpus scaber*, а из растений, лазящих посредством листьев,— *Solanum jasminoides* и различные виды Clematis), у которых междоузлия не закручиваются, но которые, как мы впоследствии увидим, правильно совершают круговые движения подобно настоящим вьющимся растениям. Кроме того, согласно Пальму (стр. 30, 95), Молю (стр. 149) и Леону,* междоузлия иногда, и даже не очень редко, могут оказываться

* «Bull. Bot. Soc. de France», tome V, 1858, p. 356.

закрученными в направлении, противоположном другим междоузлиям того же самого растения и направлению их кругового движения, а у одной разновидности *Phaseolus multiflorus*, как сообщает Леон (стр. 356), это наблюдается на всех междоузлиях. Мне неоднократно случалось наблюдать, что междоузлия, закрутившиеся вокруг своей оси, но еще не прекратившие кругового движения, попрежнему способны обвиваться вокруг подпорки.

Моль заметил (стр. 111), что, когда стебель обвивается вокруг гладкой цилиндрической палки, он не закручивается.* В соответствии с этим я заставлял турецкие бобы взбираться по натянутой веревке и по гладким железным и стеклянным палочкам в одну треть дюйма диаметром, и они закручивались лишь настолько, насколько это являлось механически необходимым следствием спирального завивания [стеблей]. С другой стороны, стебли, поднимавшиеся по обыкновенным неровным жердям, все были более или менее закручены, обыкновенно сильно. Влияние неровности подпорки на осевое закручивание было хорошо заметно на стеблях, обвивавшихся вокруг стеклянных палочек: эти последние были вставлены внизу в расщепленные колышки, а вверху прикреплены к поперечным палочкам, и побеги сильно закручивались при прохождении именно через эти места. Стебли, поднимавшиеся по железным прутьям, также начинали закручиваться, как только достигали их вершины и становились свободными; и это, повидимому, совершалось быстрее в ветреную, чем в тихую погоду. Можно было бы привести и другие факты, показывающие, что осевое закручивание стоит в некоторой связи с неровностями подпорки, а также и с тем, что побег свободно совершает круговое движение без всякой подпорки. Многие растения, не относящиеся к числу вьющихся, в некоторой степени закручиваются вокруг оси, ** но это настолько обычнее и сильнее проявляется у вьющихся растений, по сравнению с другими, что должна существовать какая-то связь между способностью виться и осевым закручиванием. Вероятно, стебель, закручиваясь, становится менее гибким (по той же самой причине, по какой сильно скрученная веревка жестче слабо скрученной), и это приносит ему косвенную пользу, давая ему возможность преодолевать неровности при спиральном восхождении кверху и выдерживать собственную тяжесть, когда приходится совершать круговое движение без подпорки. ***

* Весь этот вопрос обсуждался и был выяснен Г. де Фризом в «Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg», Heft III, S. 331, 336. См. также у Сакса («Text-Book of Botany», англ. перевод, 1875, стр. 770), который приходит к заключению, что «закручивание является результатом того, что наружные слои продолжают расти в то время, как рост внутренних уже прекратился или начал прекращаться».

** Профессор Аза Грей сообщил мне в одном письме, что закручивание коры у *Thuja occidentalis* весьма значительно. Оно обыкновенно направлено вправо от наблюдателя; но, осмотревши около сотни деревьев, можно было найти четыре или пять экземпляров, закрученных в противоположном направлении. Испанский каштан часто бывает сильно закручен: этому предмету посвящена интересная статья в «Scottish Farmer», 1865, p. 833.

*** Хорошо известно, что стебли многих растений иногда спирально закручиваются уродливым образом; после того, как моя работа была доложена в Линнеевском обществе, д-р Максуэлл Мастерс в письме ко мне заметил, что «некоторые из этих случаев, если не все, зависят от того, что вертикальный рост встречает препятствие или сопротивление». Это заключение согласуется с тем, что я сказал относительно закручивания стеблей, вившихся вокруг круглых шероховатых подпорок; но это не исключает того предположения, что закручивание оказывает услугу растению, уменьшая гибкость стебля.

Я уже упомянул о том, что закручивание, согласно законам механики, возникает вследствие спирального восхождения стебля, а именно—он закручивается один раз при каждом полном обороте спирали. Это было ясно доказано посредством нанесения краской прямых полосок на живые стебли, которые затем обвивались вокруг подпорок; но так как я должен буду вернуться к этому вопросу в отделе, посвященном усикам, то его можно не касаться здесь.

Круговое движение вьющихся растений сравнивали с движением, которое совершает верхушка деревца, если зажать его в руке, несколько отступя от вершины, и заставлять ее вращаться; но здесь существует одно важное различие. Верхняя часть деревца, передвигаемого таким образом, остается прямою; у вьющихся же растений каждая часть побега, описывающего круг, обладает своим отдельным, независимым движением. Это легко доказывается [следующим опытом]: если привязать к палке нижнюю половину или две трети длинного побега, совершающего круговое движение, то свободная верхняя часть упорно продолжает вращаться. Если даже привязать весь побег за исключением кончика в один-два дюйма, этот последний, как показали мои наблюдения над хмелем, Ceropegia, Convolvulus и др., продолжает описывать круги, только гораздо медленнее, потому что, пока междоузлия не достигнут известной длины, они всегда движутся медленно. Если мы будем наблюдать одно, два или несколько междоузлий растения, совершающего круговое движение, мы увидим, что все они более или менее согнуты в течение всего оборота или значительной его части. Если теперь мы нанесем краской продольную полоску (этот опыт проделывался с большим числом вьющихся растений), положим, на выпуклую сторону, то эта полоска, спустя некоторое время (зависящее от скорости кругового вращения), окажется сбоку, по одну какую-нибудь сторону дуги, затем на вогнутой стороне, потом опять сбоку, но на противоположной стороне и, наконец, снова на первоначально выпуклой стороне. Это ясно доказывает, что во время кругового движения междоузлия нагибаются по всем направлениям. И действительно, это движение представляет собою непрерывное самоизгибание всего побега, последовательно направляющегося ко всем точкам окружности, и Сакс удачно назвал его круговой нутацией. [5]

Так как это движение довольно трудно понять, то полезно будет привести пример для пояснения. Возьмем молодое деревцо, нагнем его к югу и начертим черную линию на его выпуклой поверхности; теперь отпустим деревцо так, чтобы оно распрямилось, и нагнем его к востоку: мы увидим, что черная линия будет тянуться вдоль боковой поверхности, обращенной к северу; нагнем деревцо к северу, и черная полоска придется на вогнутой поверхности; наклоним его к западу, и линия опять окажется на боковой поверхности; а когда мы снова наклоним его к югу, линия опять займет первоначальное положение на выпуклой поверхности. Теперь, вместо того, чтобы наклонять деревцо, предположим, что клеточки вдоль его северной стороны, начиная от самого основания и до верхушки, растут гораздо быстрее, чем на остальных трех сторонах, и в таком случае весь стебель по необходимости наклонится к югу; предположим далее, что продольная растущая поверхность постепенно перемещается вокруг стебля, покидает северную сторону, захватывает западную, потом южную, восточную и переходит снова на северную. В этом случае побег всегда оставался бы согнутым, причем нарисованная линия появлялась бы на различных названных выше поверхностях, а

конец побега последовательно обращался бы ко всем точкам окружности. Итак, мы имели бы движение как раз такого рода, какое проделывают совершающие круговое движение побеги вьющихся растений.* [6]

Не следует, однако, думать, что круговое движение совершается с такою правильностью, как это указано в предыдущем примере; в весьма многих случаях верхушка описывает эллипс, иногда очень узкий. Прибегнем опять к нашему примеру и предположим, что только северная и южная поверхности деревца попеременно растут быстрее: тогда верхушка будет описывать простую дугу; если же линия роста переместится сначала очень немного на западную сторону, а затем, на обратном пути, слегка на восточную, то [вершина побега] опишет узкий эллипс; деревцо, проходя туда и обратно через промежуточное пространство, будет оставаться прямым; и действительно, нередко можно наблюдать полное распрямление побега у растений, находящихся в круговом движении. Часто движение бывает таково, что кажется, будто три стороны побега последовательно растут быстрее, чем четвертая, [7] вследствие чего описывается не круг, а полукруг, и побег остается прямым и вертикальным на протяжении половины своего пути.

Если побег, совершающий круговое движение, состоит из нескольких междоузлий, то нижние изгибаются все вместе с одинаковой скоростью, а одно или два верхних — более медленно; поэтому, хотя в известное время все междоузлия бывают направлены в одну сторону, в другое время побег становится слегка извилистым. Таким образом, скорость кругового движения всего побега, если судить о ней по движению его кончика, то увеличивается, то уменьшается. Следует отметить еще одно обстоятельство. Авторы наблюдали, что конец побега у многих вьющихся растений бывает совершенно загнут крючком; это, например, весьма часто наблюдается у Asclepiadaceae. Во всех случаях, которые я наблюдал, а именно у Ceropegia, Sphaerostemma, Clerodendron, Wistaria, Stephania, Akebia и Siphomeris, крючковатая верхушка обладает таким же точно движением, как и другие междоузлия: линия, нарисованная на выпуклой поверхности, сначала принимает боковое положение, потом становится вогнутой; но вследствие молодости концевых междоузлий переворачивание крючка идет медленнее, чем круговое движение. ** Эта ясно выраженная наклонность молодых и гибких концевых междоузлий изгибаться сильнее и круче остальных междоузлий оказывает услугу растению: образующийся при этом крючок не только служит иногда для того, чтобы цепляться за подпорку, но (и это, повидимому, гораздо важнее) помогает концу побега обхватывать ее плотнее, чем это могло бы быть при иных условиях, и таким образом препятствует стеблю отрываться во время ветреной погоды, как это мне случалось много раз наблюдать. У *Lonicera brachypoda* крючок никогда не переворачивается в обратную сторону, а только периодически распрямляется. Я не буду утверждать, что все вьющиеся растения, имеющие крючок, либо переворачиваются, либо периодически распрямляются, как это только что было описано; ибо крючковатая форма в не-

* Взгляд, по которому круговое движение, или круговая нутация, стеблей вьющихся растений зависит от роста, был высказан Саксом и Г. де Фризом, и их превосходные наблюдения доказывают справедливость этого мнения.

** Выяснение механизма, посредством которого побег остается крючкообразно загнутым, повидимому, является трудной и сложной задачей; де Фриз подвергает ее обсуждению (ibid., стр. 337) и приходит к заключению, что «это явление зависит от соотношения между быстротою закручивания и быстротою нутации».

которых случаях может быть постоянной и зависеть от способа роста данного вида, как это бывает, например, с верхушками побегов у обыкновенной виноградной лозы и особенно у *Cissus discolor*, — растений, которые не принадлежат к числу спирально вьющихся.

Первая цель самопроизвольного кругового движения, или, говоря точнее, непрерывного изгибания, направляющегося последовательно ко всем точкам окружности, заключается, по замечанию Моля, в том, чтобы помочь побегу найти подпорку. Это превосходно достигается тем, что обороты совершаются днем и ночью, причем стебель, по мере роста в длину, описывает все бо́льшие и бо́льшие круги. Это движение объясняет также, каким образом вьются растения: когда побег, находящийся в круговом движении, встретит подпорку, его движение по необходимости прекращается в точке соприкосновения, но свободная его часть, выступающая за подпорку, продолжает свое круговое движение. Пока это продолжается, все выше и выше лежащие точки побега приходят в соприкосновение с подпоркой и останавливаются в своем движении, и так далее до самого кончика; таким образом побег обвивается вокруг подпорки. Когда побег следует за солнцем в своем круговом движении, он обвивает подпорку по направлению справа налево, если предположить, что последняя находится прямо перед наблюдателем; когда же побег совершает круговое движение в противоположном направлении, то и линия завивания идет обратно [слева направо]. Так как каждое междоузлие с возрастом утрачивает способность к круговому движению, то оно становится неспособным и спирально виться. Если человек станет кружить над головою веревку, и ее конец встретит палку, веревка обовьется вокруг палки сообразно с направлением, в каком она совершает это круговое движение; то же происходит и с вьющимся растением: перемещение линии роста вокруг свободной части побега, заставляющее его изгибаться в противоположном направлении, заменяет у него скорость движения, сообщенную свободному концу веревки.

Все авторы, обсуждавшие спиральное завивание растений, за исключением Пальма и Моля, утверждают, что эти растения имеют от природы наклонность к спиральному росту. Моль полагает (стр. 112), что вьющиеся стебли обладают слабой раздражимостью, заставляющей их изгибаться по направлению ко всякому предмету, которого они коснутся; однако Пальм отрицает это. Еще до того, как я прочел интересное исследование Моля, этот взгляд казался мне настолько вероятным, что я старался проверить его всякими способами, какими только мог, но результат всегда получался отрицательный. Я брал многочисленные побеги и раздражал их трением гораздо сильнее, чем это требуется для того, чтобы вызвать движение в любом усике или в листовом черешке любого растения, лазящего с помощью листьев; но это не оказывало никакого действия. Тогда я привязывал легкий раздвоенный прутик к побегу хмеля, Ceropegia, Sphaerostemma и Adhadota, так что вилка давила на одну только сторону побега и совершала круговое движение вместе с ним; при этом я умышленно выбирал растения с очень медленным круговым движением, так как мне казалось наиболее вероятным, что они должны извлекать наибольшую выгоду из своей раздражимости; но я ни разу не добился никакого результата. *

* Д-р Г. де Фриз также показал (ibid., стр. 321 и 325) при помощи более удачного метода, чем мой, что стебли вьющихся растений не обладают раздражимостью и что причина, по которой они вьются вверх вокруг подпорки, та же самая, о которой я говорил выше.

Мало того, когда побег вьется вокруг подпорки, то его обороты, как мы это сейчас увидим, происходят всегда гораздо медленнее, чем когда он совершает круговое движение свободно, ни с чем не соприкасаясь. Отсюда я заключаю, что вьющиеся стебли лишены раздражимости; да, в сущности, и невероятно, чтобы они обладали ею, так как природа всегда экономно пользуется средствами, и раздражимость была бы здесь излишней. Тем не менее, я не хочу утверждать, что они никогда не бывают чувствительны, потому что, например, растущая ось у *Lophospermum scandens*, растения из числа лазящих при помощи листьев, а не спирально вьющихся, несомненно чувствительна; но этот пример дает мне уверенность, что обыкновенные вьющиеся растения не обладают подобным качеством, потому что, приставив палочку к Lophospermum, я увидел, что оно вело себя не так, как настоящие вьющиеся растения или как другие листолазы.*

Мнение, что вьющиеся растения обладают естественной наклонностью расти по спирали, вероятно, возникло вследствие того, что они принимают спиральную форму, обвиваясь вокруг подпорки, а верхушка, даже оставаясь свободной, принимает иногда эту форму. Свободные междоузлия сильно растущих растений распрямляются с прекращением кругового движения и не обнаруживают наклонности принимать спиральную форму; но, когда побег почти перестал расти или когда растение нездорово, его верхушка иногда становится спирально закрученной. Я наблюдал это в замечательной форме на концах побегов у Stauntonia и родственной ей Akebia, которые завивались в плотную спираль, совсем как усики; наклонность к этому проявлялась у них после отмирания нескольких маленьких, плохо развитых листьев. Это, как я полагаю, объясняется тем, что в подобных случаях нижние части концевых междоузлий постепенно и последовательно утрачивают способность к движению, в то время как участки, лежащие непосредственно над ними, продолжают двигаться и затем в свою очередь становятся неподвижными; это кончается тем, что образуется неправильная спираль.

Когда побег, находящийся в круговом движении, натыкается на палку, он обвивается вокруг нее гораздо медленнее, чем он двигался, описывая круги. Так, например, побег Ceropegia совершал полный круг в 6 часов, но ему понадобилось 9 часов 30 минут, чтобы обвиться вокруг палки на один оборот спирали; *Aristolochia gigas* описывала круг приблизительно в 5 часов, но употребила 9 часов 15 минут на один оборот спирали. Как я предполагаю, это зависит от того, что остановка движения в последовательных точках нарушает действие движущей силы; мы увидим впоследствии, что даже сотрясение растения замедляет круговое движение. Концевые междоузлия длинного, сильно наклоненного, совершающего круговое движение побега Ceropegia, обвившись вокруг палки, всегда скользили вверх по ней так, что спираль становилась более раздвинутой, чем раньше; и это, вероятно, зависело отчасти от того, что сила, вызывающая круговые движения, теперь почти совершенно освобождалась от задерживающего влияния силы тяжести и могла действовать свободно. С другой стороны, у Wistaria длинный горизонтальный побег сначала завился в очень сжатую спираль, которая и оставалась без изменения; но потом, по мере того, как побег спирально обвивался все выше вокруг подпорки, он образовывал гораздо более раздви-

* Д-р Г. де Фриз указывает (ibid., стр. 322), что стебель Cuscuta обладает раздражимостью подобно усикам.

нутую спираль. У всех многочисленных растений, которым была предоставлена возможность свободно подниматься по подпорке, концевые междоузлия сначала образовывали сжатую спираль, которая во время ветреной погоды приносила ту пользу, что побеги плотно прилегали к своим подпоркам; но по мере того, как предпоследние междоузлия росли в длину, они подвигались на значительное расстояние вверх по подпорке (в чем можно было удостовериться при помощи цветных меток, наносимых на побег и на подпорку), и спираль становилась более раздвинутой.*

Из этого последнего факта явствует, что положение, занимаемое каждым листом относительно подпорки, стоит в зависимости от роста междоузлий уже после того, как они спирально обвились вокруг нее. Я упоминаю об этом в связи с одним наблюдением Пальма (стр. 34), который указывает, что противоположные листья у хмеля всегда располагаются в ряд, как раз один над другим, по одну и ту же сторону палки, служащей подпоркой, какова бы ни была ее толщина. Мои сыновья посетили по моей просьбе один хмельник и сообщили мне, что, по их наблюдениям, точки прикрепления листьев обыкновенно помещались одна над другой на протяжении двух или трех футов в высоту; однако этого никогда не наблюдалось по всей длине жерди [подпорки], и точки прикрепления, как и следовало ожидать, образовывали неправильную спиральную линию. Всякая неправильность жерди совершенно нарушала правильность в расположении листьев. При беглом осмотре *Thunbergia alata* мне показалось, что противолежащие листья у этого растения расположены рядами вдоль палочки, вокруг которой оно вилось; поэтому я вырастил дюжину этих растений, приставивши к ним палочки различной толщины и бечевки, по которым они стали виться; и только у одного растения из дюжины листья были расположены по отвесной линии; отсюда я заключаю, что сообщение Пальма не вполне точно.

Листья у различных вьющихся растений бывают расположены на стебле (пока он еще не начал виться) поочередно, или супротивно, или спирально. В этом последнем случае линия прикрепления листьев и путь круговых движений совпадают. Это ясно доказал Дютроше, ** который находил различные экземпляры *Solanum dulcamara*, вившиеся по противоположным направлениям, причем в каждом отдельном случае листья были расположены по спирали, шедшей в том же направлении [в каком вилось растение]. Густые кольца [мутовки] из многих листьев, очевидно, были бы неудобны для вьющихся растений, и некоторые авторы утверждают, что у этих растений листья никогда не бывают расположены таким образом; но у одного вьющегося вида Siphomeris листья размещены мутовками, по три в каждой.

Если внезапно отнять палку, которая задерживала круговое движение побега, но еще не была обвита им, то побег совершает быстрый скачок вперед; это показывает, что он с некоторой силой давил на палку. Если же удалить палку уже после того, как побег обвился вокруг нее, то он в течение некоторого времени сохраняет свою спиральную форму, но затем распрямляется и снова начинает совершать круговое движение. Длинный, сильно наклоненный побег Ceropegia, о котором я упоминал раньше, представлял некоторые любопытные особенности. Как пока-

* См. об этом у д-ра Г. де Фриза (ibid., стр. 324).

** «Comptes rendus», 1844, tome XIX, p. 295 и «Annales des Sc. Nat.», 3-me série, Bot., tome II, p. 163.

зали неоднократные опыты, нижние, более старые междоузлия, еще продолжавшие совершать круговые движения, оказывались неспособными обвиваться вокруг тонкой палочки; из этого было видно, что хотя способность к движению и сохранялась в них, но была недостаточна для того, чтобы растение могло виться. Тогда я отодвинул палочку на более далекое расстояние, так что побег уперся в нее точкой, отстоящей на $2^1/_2$ дюйма от кончика предпоследнего междоузлия; после этого палочка была преисправно обвита вышележащей частью предпоследнего и последним междоузлием. Оставив этот спирально вившийся побег на одиннадцать часов, я затем осторожно вытащил палку, и в течение дня извитая часть распрямилась и снова начала совершать круговое движение; но нижний, незакрученный участок предпоследнего междоузлия при этом не двигался, так что движущаяся и неподвижная части одного и того же междоузлия отделялись друг от друга чем-то вроде сочленения. Однако, спустя несколько дней, я нашел, что и эта нижняя часть снова приобрела способность к круговому движению. Все эти факты доказывают, что способность к движению в насильственно остановленной части побега, находящегося в круговом движении, утрачивается не сразу и что она может восстанавливаться после того, как была временно утрачена. Побег, в течение долгого времени остававшийся завитым вокруг подпорки, навсегда сохраняет свою спиральную форму, даже если отнять подпорку.

Когда я помещал высокую палку таким образом, чтобы она останавливала движение нижних, негибких междоузлий Ceropegia, сначала на расстоянии 15, потом 21 дюйма от центра кругового движения, то прямой побег медленно и постепенно скользил вверх по палке, приобретая все более и более крутой наклон, но не перебирался через верхушку. Затем, спустя промежуток времени, достаточный для того, чтобы проделать половину оборота, побег внезапно отклонялся от палки и переваливался на противоположную сторону или точку окружности и снова принимал свою прежнюю слегка изогнутую форму. Затем он снова начинал производить круговое движение по обычному для него направлению, так что, описав полукруг, снова приходил в соприкосновение с палочкой, снова скользил вверх по ней, снова отклонялся от нее и переваливался на противоположную сторону. Это движение побега имело очень странный вид: казалось, что он приходил в отчаяние от своей неудачи, но затем решался попытаться еще раз. Мне думается, мы поймем это движение, рассмотрев прежний пример деревца, у которого растущая поверхность, как мы предположили, медленно перемещается с северной стороны через западную на южную и обратно назад через восточную на северную сторону, вследствие чего деревцо последовательно наклоняется во все стороны. Предположим, что подпорка помещена на юг от побега Ceropegia и находится в соприкосновении с ним: когда круговой рост достигнет западной стороны, это не вызовет никакого результата, кроме того, что побег крепко прижмется к палке. Но как только начнет расти южная поверхность, побег будет медленно перемещаться вверх по палке скользящим движением, а затем, когда рост начнется на восточной стороне, побег отклонится от палки, и так как действие его тяжести совпадет с результатом перемещения поверхности роста, он внезапно повалится в противоположную сторону и снова примет свое первоначальное слегка согнутое положение, после чего попрежнему будет совершать обычное круговое движение. Я описал этот любопытный случай с некоторой тщательностью, потому что на нем я впервые

понял порядок, в котором поверхности, — как я тогда думал, — сокращаются, а в действительности, — как мы знаем из исследований Сакса и де Фриза, — быстро растут в течение некоторого времени, заставляя побег наклоняться в противоположную сторону.[8]

Только что изложенная точка зрения, я полагаю, объясняет также факт, замеченный Молем (стр. 135), а именно, что побег, находящийся в круговом движении, может обвиться вокруг предмета, тонкого, как нитка, но не вокруг толстой подпорки. Я поместил несколько длинных побегов Wistaria, совершавших круговое движение, около столба толщиною от 5 до 6 дюймов, и они оказались не в состоянии обвить его, хотя я всячески помогал им в этом. Это, повидимому, зависело от того, что изгиб побега, вившегося вокруг предмета с такою незначительной кривизной, как этот столб, оказывался недостаточным, чтобы удерживать на месте побег в то время, как растущая поверхность перемещалась на противоположную его сторону; поэтому побег при каждом обороте отходил от подпорки.

Когда свободно растущий побег сильно перерастает свою подпорку, он опускается вниз под влиянием собственной тяжести, как это было указано на примере хмеля, причем его вращающаяся верхушка бывает обращена кверху. Если подпорка не высока, побег опускается до земли и остается на ней, между тем как верхушка поднимается кверху. Иногда несколько побегов, если они гибки, сплетаются в один канат и таким образом поддерживают друг друга. Отдельные тонкие свисающие побеги, например побеги *Sollya Drummondii*, иногда круто загибаются назад и обвиваются вокруг самих себя. Однако бóльшая часть свисающих побегов у одного вьющегося растения, *Hibbertia dentata*, обнаруживала мало наклонности загибаться кверху. В других случаях, например у *Cryptostegia grandiflora*, несколько междоузлий, первоначально гибких и обнаруживавших круговое движение, совершенно утрачивали гибкость, если им не удавалось обвиться вокруг подпорки, и, сохраняя самостоятельно вертикальное положение, несли на своих вершинах более молодые междоузлия, совершавшие круговые движения.

Здесь будет кстати дать таблицу, показывающую направление и скорость движения у различных вьющихся растений и сопроводить ее некоторыми замечаниями. Эти растения расположены по системе, данной Линдли в его книге «Vegetable Kingdom» [«Растительное царство»] 1853 г., и выбраны из всех отделов этого ряда с тем, чтобы показать, что у всех видов наблюдается почти одно и то же. *

Скорость кругового движения у различных вьющихся растений

(Бессеменодольные)

Lygodium scandens (Polypodiaceae), движется против солнца.

	ч.	м.	
Июня 18-го, 1-й круг был пройден в течение	6	0	
» 18-го, 2-й » » » »	6	15	(поздно вечером)
» 19-го, 3-й » » » »	5	32	(очень жаркий день)
» 19-го, 4-й » » » »	5	10	(очень жаркий день)
» 20-го, 5-й » » » »	6	0	

* Я очень обязан д-ру Гукеру, приславшему мне много растений из Кью, и м-ру Вейчу из Royal Exotic Nursery, великодушно предоставившему мне коллекцию превосходных экземпляров лазящих растений. Профессор Аза Грей, проф. Оливер и д-р Гукер, как они делали это много раз и раньше, снабдили меня многими сведениями и указаниями.

Lygodium articulatum, движется против солнца.

			ч.	м.	
Июля	19-го, 1-й	круг был пройден в течение	16	30	(очень молодой побег)
»	20-го, 2-й	» » » »	15	0	
»	21-го, 3-й	» » » »	8	0	
»	22-го, 4-й	» » » »	10	30	

(Однодольные)

Ruscus androgynus (Liliaceae), в теплице, движется против солнца.

			ч.	м.	
Мая	24-го, 1-й	круг был пройден в течение	6	14	(очень молодой побег)
»	25-го, 2-й	» » » »	2	21	
»	25-го, 3-й	» » » »	3	37	
»	25-го, 4-й	» » » »	3	22	
»	26-го, 5-й	» » » »	2	50	
»	27-го, 6-й	» » » »	3	52	
»	27-го, 7-й	» » » »	4	11	

Asparagus (из Кью, вид не указан) (Liliaceae), движется против солнца, был помещен в теплицу.

			ч.	м.
Дек.	26-го, 1-й	круг был пройден в течение	5	0
»	27-го, 2-й	» » » »	5	40

Tamus communis (Dioscoreaceae). Молодой побег от клубня был помещен в горшке в холодную оранжерею; движется по солнцу.

			ч.	м.
Июля	7-го, 1-й	круг был пройден в течение	3	10
»	7-го, 2-й	» » » »	2	38
»	8-го, 3-й	» » » »	3	5
»	8-го, 4-й	» » » »	2	56
»	8-го, 5-й	» » » »	2	30
»	8-го, 6-й	» » » »	2	30

Lapagerea rosea (Philesiaceae), в холодной оранжерее, движется по солнцу.

			ч.	м.	
Марта	9-го, 1-й	круг был пройден в течение	26	15	(молодой побег)
»	10-го, полукруг	» » »	8	15	
»	11-го, 2-й круг	» » »	11	0	
»	12-го, 3-й	» » » »	15	30	
»	13-го, 4-й	» » » »	14	15	
»	16-го, 5-й	» » » »	8	40,	когда растение было поставлено в теплицу; но на следующий день побег оставался неподвижным.

Roxburghia viridiflora (Roxburghiaceae), движется против солнца; описала круг приблизительно в 24 часа.

(Двудольные)

Humulus Lupulus (Urticaceae), движется, по солнцу. Растение в теплую погоду содержалось в комнате.

			ч.	м.
Апреля	9-го, 2 круга	были пройдены в течение	4	16
Августа	13-го, 3-й	круг был пройден »	2	0
»	14-го, 4-й	» » » »	2	20
»	14-го, 5-й	» » » »	2	16
»	14-го, 6-й	» » » »	2	2
»	14-го, 7-й	» » » »	2	0
»	14-го, 8-й	» » » »	2	4

У хмеля при его перемещении от света полукруг был описан в течение 1 часа 33 минут, а при перемещении к свету в течение 1 часа 13 минут; разность в скорости 20 минут.

(Двудольные, *продолжение*)

Akebia quinata (Lardizabalaceae), в теплице, движется против солнца.

	ч.	м.	
Марта 17-го, 1-й круг был пройден в течение	4	0	(молодой побег)
» 18-го, 2-й » » » »	1	40	
» 18-го, 3-й » » » »	1	30	
» 19-го, 4-й » » » »	1	45	

Stauntonia latifolia (Lardizabalaceae), в теплице, движется против солнца.

	ч.	м.
Марта 28-го, 1-й круг был пройден в течение	3	30
» 29-го, 2-й » » » »	3	45

Sphaerostemma marmoratum (Schizandraceae), движется по солнцу.

	ч.	м.
Августа 5-го, 1-й круг был пройден в течение приблизительно	24	0
» 5-го, 2-й » » » »	18	30

Stephania rotunda (Menispermaceae), движется против солнца.

	ч.	м.
Мая 27-го, 1-й круг был пройден в течение	5	5
» 30-го, 2-й » » » »	7	6
Июня 2-го, 3-й » » » »	5	15
» 3-го, 4-й » » » »	6	28

Thryallis brachystachys (Malpighiaceae), движется против солнца; один побег совершил круг в 12 часов, а другой — в 10 часов 30 минут, но на следующий день, который был гораздо холоднее, первому побегу потребовалось 10 часов на то, чтобы описать только полукруг.

Hibbertia dentata (Dilleniaceae), помещенная в теплице, двигалась по солнцу и описала (18 марта) один круг в 7 часов 20 минут; 19 марта изменила направление, стала двигаться против солнца и описала круг в 7 часов; 20-го марта снова двигалась против солнца и, описав одну треть круга, остановилась; 26-го марта, передвинувшись по солнцу на две трети круга, вернулась опять к исходной точке, употребив на этот двойной путь 11 часов 46 минут.

Sollya Drummondii (Pittosporaceae), движется против солнца; содержалась в холодной оранжерее.

	ч.	м.	
Апреля 4-го, 1-й круг был пройден в течение	4	25	
» 5-го, 2-й » » » »	8	0	(очень холодный день).
» 6-го, 3-й » » » »	6	25	
» 7-го, 4-й » » » »	7	5	

Polygonum dumetorum (Polygonaceae). Этот пример заимствован у Дютроше (стр. 299), так как я лично не наблюдал ни одного растения, родственного этому; движется по солнцу. Три побега, отрезанные от одного растения и помещенные в воду, описали круги в 3 часа 10 минут, 5 часов 20 минут и 7 часов 15 минут.

Wistaria chinensis (Leguminosae), в холодной оранжерее, движется против солнца.

	ч.	м.
Мая 13-го, 1-й круг был пройден в течение	3	5
» 13-го, 2-й » » » »	3	20
» 16-го, 3-й » » » »	2	5
» 24-го, 4-й » » » »	3	21
» 25-го, 5-й » » » »	2	37
» 25-го, 6-й » » » »	2	35

(Двудольные, *продолжение*)

Phaseolus vulgaris (Leguminosae), в холодной оранжерее, движется против солнца.

	ч.	м.
Май, 1-й круг был пройден в течение	2	0
» 2-й » » » »	1	55
» 3-й » » » »	1	55

Dipladenia urophylla (Apocynaceae), движется против солнца.

	ч.	м.
Апреля 18-го, 1-й круг был пройден в течение	8	0
» 19-го, 2-й » » » »	9	15
» 30-го, 3-й » » » »	9	40

Dipladenia crassinoda, движется против солнца.

	ч.	м.
Мая 16-го, 1-й круг был пройден в течение	9	5
Июля 20-го, 2-й » » » »	8	0
» 21-го, 3-й » » » »	8	5

Ceropegia Gardnerii (Asclepiadaceae), движется против солнца.

		ч.	м.
Очень молодой побег, в два дюйма длиною .	1-й круг был пройден в течение	7	55
Довольно молодой побег	2-й » » » »	7	0
Длинный побег	3-й » » » »	6	33
Длинный побег	4-й » » » »	5	15
Длинный побег	5-й » » » »	6	45

Stephanotis floribunda (Asclepiadaceae), движется против солнца. Первый круг был пройден в течение 6 часов 40 минут, а второй — приблизительно в течение 9 часов.

Hoya carnosa (Asclepiadaceae) сделала несколько кругов, длившихся от 16 до 22 или 24 часов.

Ipomoea purpurea (Convolvulaceae), движется против солнца. Растение находилось в комнате с боковым освещением.

Первый круг был пройден в течение 2 часов 42 минут	Полукруг от света — в течение 1 ч. 14 м., к свету — в течение 1 ч. 28 м.; разность 14 минут.
2-й круг был пройден в течение 2 часов 47 минут	Полукруг от света — в 1 ч. 17 м., к свету — 1 ч. 30 м.; разность 13 минут.

Ipomoea jucunda (Convolvulaceae), движется против солнца; находилась в моем рабочем кабинете, окна которого обращены на северо-восток. Погода жаркая.

1-й круг был пройден в течение 5 часов 30 минут	Полукруг от света — в течение 4 ч. 30 м., к свету—в течение 1 ч. 0 м.; разность 3 ч. 30 м.
2-й круг был пройден в течение 5 часов 20 минут (время послеполуденное; круг был закончен в 6 ч. 40 м. вечера)	Полукруг от света — в течение 3 ч. 50 м., к свету — в течение 1 ч. 30 м.; разность 2 ч. 20 м.

Здесь мы имеем замечательный пример влияния света на замедление и ускорение кругового движения (см. Исправления [стр. 42]).

Convolvulus sepium (крупноцветная культурная разновидность), движется против солнца. Два круга были пройдены в течение 1 часа 42 минут каждый; разность между полукругами от света и к свету 14 минут.

(Двудольные, *продолжение*)

Rivea tiliaefolia (Convolvulaceae), движется против солнца; сделала четыре оборота в течение 9 часов, так что каждый в среднем потребовал 2 часа 15 минут.

Plumbago rosea (Plumbaginaceae), движется по солнцу. Побег начал производить круговые движения лишь к тому времени, когда достиг почти одного ярда в длину, и тогда описал отличный круг в течение 10 часов 45 минут. В течение нескольких следующих дней он продолжал двигаться, но неправильно. 15 августа побег в течение 10 часов 40 минут прошел длинный и весьма зигзагообразный путь и затем описал широкий эллипс. Повидимому, эта фигура представляла три эллипса, из которых каждый потребовал в среднем 3 часа 33 минуты.

Jasminum pauciflorum, Bentham (Jasminaceae), движется против солнца. Один круг был пройден в течение 7 часов 15 минут, а второй — гораздо быстрее.

Clerodendron Thomsonii (Verbenaceae), движется по солнцу.

	ч. м.	
Апреля 12-го, 1-й круг был пройден в течение	5 45	(очень молодой побег)
» 14-го, 2-й » » » »	3 30	
» 18-го, полукруг » » »	5 0	(непосредственно после того, как растение подверглось тряске при перестановке)
» 19-го, 3-й круг » » »	3 0	
» 20-го, 4-й » » » »	4 20	

Thecoma jasminoides (Bignoniaceae), движется против солнца.

	ч. м.	
Марта 17-го, 1-й круг был пройден в течение	6 30	
» 19-го, 2-й » » » »	7 0	
» 22-го, 3-й » » » »	8 30	(очень холодный день)
» 24-го, 4-й » » » »	6 45	

Thunbergia alata (Acanthaceae), движется против солнца.

	ч. м.	
Апреля 14-го, 1-й круг был пройден в течение	3 20	
» 18-го, 2-й » » » »	2 50	
» 18-го, 3-й » » » »	2 55	
» 18-го, 4-й » » » »	3 55	(к вечеру)

Adhadota cydonaefolia (Acanthaceae), движется по солнцу. Молодой побег прошел полукруг в течение 24 часов, а затем описал круг в промежуток времени от 40 до 48 часов. Однако другой побег совершил полный круг в течение 26 часов 30 минут.

Mikania scandens (Compositae), движется против солнца.

	ч. м.	
Марта 14-го, 1-й круг был пройден в течение	3 10	
» 15-го, 2-й » » » »	3 0	
» 16-го, 3-й » » » »	3 0	
» 17-го, 4-й » » » »	3 33	
Апреля 7-го, 5-й » » » »	2 50	
» 7-го, 6-й » » » »	2 40	Этот круг был пройден после обильной поливки холодной водой в 47° Fahr. [8,3°C]

(Двудольные, *продолжение*)

Combretum argenteum (Combretaceae), движется против солнца. Растение содержалось в теплице.

	ч. м.	
Янв. 24-го, 1-й круг был пройден в течение	2 55	Рано утром, когда температура помещения несколько упала.
Янв. 24-го, 2 круга, каждый в среднем в течение	2 20	
» 25-го, 4-й круг был пройден в течение	2 25	

Combretum purpureum, движется не так быстро, как *C. argenteum*.

Loasa aurantiaca (Loasaceae). Направления круговых движений различны, этот экземпляр двигался против солнца.

	ч. м.
Июня 20-го, 1-й круг был пройден в течение	2 37
» 20-го, 2-й » » » »	2 13
» 20-го, 3-й » » » »	4 0
» 21-го, 4-й » » » »	2 35
» 22-го, 5-й » » » »	3 26
» 23-го, 6-й » » » »	3 5

Другой экземпляр того же растения, двигавшийся по солнцу:

	ч. м.	
Июля 11-го, 1-й круг был пройден в течение	1 51	очень жаркий день.
» 11-го, 2-й » » » »	1 46	
» 11-го, 3-й » » » »	1 41	
» 11-го, 4-й » » » »	1 48	
» 12-го, 5-й » » » »	2 35	

Scyphantus elegans (Loasaceae), движется по солнцу.

	ч. м.
Июня 13-го, 1-й круг был пройден в течение	1 45
» 13-го, 2-й » » » »	1 17
» 14-го, 3-й » » » »	1 36
» 14-го, 4-й » » » »	1 59
» 14-го, 5-й » » » »	2 3

Siphomeris или *Lecontea* (вид не указан) (Cinchonaceae), движется по солнцу.

	ч. м.	
Мая 25-го, полукруг был пройден в течение	10 27	(крайне молодой побег)
» 26-го, 1-й круг » » »	10 15	(довольно молодой побег)
» 30-го, 2-й » » » »	8 55	
Июня 2-го, 3-й » » » »	8 11	
» 6-го, 4-й » » » »	6 08	
» 8-го, 5-й » » » »	7 20	Растение было взято из теплицы и поставлено в комнату в моем доме.
» 9-го, 6-й » » » »	8 36	

Manettia bicolor (Cinchonaceae), молодое растение, движется по солнцу.

	ч. м.
Июля 7-го, 1-й круг был пройден в течение	6 18
» 8-го, 2-й » » » »	6 53
» 9-го, 3-й » » » »	6 30

(Двудольные, *продолжение*)

Lonicera brachypoda (Caprifoliaceae), движется по солнцу, содержалась в теплой комнате в доме.

		ч.	м.	
Апрель,	1-й круг был пройден в течение	9	10	(приблизительно).
»	2-й » » » »	12	20	(другой очень молодой побег на том же растении)
»	3-й » » » »	7	30	
»	4-й » » » »	8	0	В этом последнем круге полукруг от света был пройден в течение 5 ч. 23 м., а к свету—в течение 2 ч. 37 м.; разность 2 ч. 46 м.

Aristolochia gigas (Aristolochiaceae), движется против солнца.

		ч.	м.	
Июля 22-го,	1-й круг был пройден в течение	8	0	(довольно молодой побег)
» 23-го,	2-й » » » »	7	15	
» 24-го,	3-й » » » »	5	0	(приблизительно).

В приведенной таблице, которая содержит [список] вьющихся растений, принадлежащих к самым разнообразным отрядам, мы видим, что скорость, с которой рост перемещается или обращается вокруг оси и от которой зависит скорость кругового движения, бывает весьма различна. Пока растение остается в одних и тех же условиях, скорость часто замечательно однообразна, как, например, у хмеля, Mikania, Phaseolus и др. Scyphanthus совершил один оборот в течение 1 часа 17 минут, и это наибольшая скорость, какую я наблюдал; но впоследствии мы увидим, что снабженная усиками Passiflora совершает круговое движение еще быстрее. Побег *Akebia quinata* совершил один оборот в 1 час 30 минут и три оборота со средней скоростью в 1 час 38 минут; один вид Convolvulus сделал два оборота — в среднем каждый в 1 час 42 минуты, а *Phaseolus vulgaris* — три, длившиеся в среднем по 1 часу 57 минут. С другой стороны, некоторым растениям требуется 24 часа на один оборот, а Adhadota иногда употребляла на то же 48 часов, хотя это последнее растение вьется самым исправным образом. Виды одного и того же рода движутся с различной скоростью. Эта скорость, повидимому, не определяется толщиною побегов: побеги у Sollya тонки и гибки, как бечевки, но движутся медленнее толстых и мясистых побегов Ruscus, казалось бы, мало приспособленных к какому бы то ни было движению. Деревенеющие побеги Wistaria движутся быстрее, чем побеги Ipomoea или Thunbergia, принадлежащих к числу травянистых растений.

Мы знаем, что очень молодые междоузлия в своем движении не достигают той скорости, какая бывает им свойственна впоследствии; поэтому иногда можно видеть, как различные междоузлия на одном и том же растении движутся с разною скоростью. Два или три междоузлия (а иногда и больше), образующиеся раньше других над семядолями или над корневищем многолетнего растения, не движутся: они могут сами себя поддерживать, и ничего лишнего им не отпущено.

Бо́льшая часть вьющихся растений описывает круги по направлению, противоположному движению солнца или часовой стрелки, и меньшая — в обратном направлении; следовательно, большинство, как это хорошо известно, взбирается по подпорке слева направо. Иногда, хотя и редко, растения из одного и того же отряда вьются по противоположным направлениям: Моль (стр. 125) указывает один такой пример среди Leguminosae, а в нашей таблице был приведен другой пример среди Acanthaceae. Я ни разу не видел, чтобы два вида, принадлежащие к одному роду, вились в противоположных направлениях, и такие случаи должны быть редки, но Фриц Мюллер * сообщает, что хотя *Mikania scandens*, согласно моему описанию, вьется слева направо, другой вид, живущий в южной Бразилии, вьется в противоположном направлении. Полное отсутствие подобных случаев было бы аномалией, так как даже различные особи, принадлежащие одному виду, а именно *Solanum dulcamara* (Дютроше, том XIX, стр. 299), движутся по кругу и вьются по двум разным направлениям; впрочем, это растение обладает слабою способностью виться. *Loasa aurantiaca* (Léon, p. 351) представляет еще более любопытный случай: я вырастил семнадцать растений, и из них восемь совершали свое круговое движение навстречу солнцу и обвивались слева направо; пять двигались по солнцу и вились справа налево; четыре же двигались и вились сначала в одном направлении, а потом в противоположном,** причем точкой опоры при повороте спирали в обратную сторону служили черешки противолежащих листьев. Одно из этих четырех растений сделало семь оборотов спирали справа налево и пять оборотов слева направо. Другое растение из того же семейства, *Scyphanthus elegans*, обыкновенно вьется таким же точно образом. Я выращивал много экземпляров этого растения, и у всех стебли совершали один, а иногда два и даже три оборота в одну сторону, а потом, поднявшись на небольшое расстояние прямо вверх, поворачивали обратно и делали один или два оборота в противоположном направлении. Это перегибание в обратную сторону совершалось в любой точке стебля, даже в середине междоузлия. Если бы я сам не видел этого случая, я бы счел его весьма неправдоподобным. Подобное явление едва ли было бы возможно у какого-нибудь растения, взбирающегося не выше, чем на несколько футов, или живущего на открытом месте, потому что стебель легко мог бы оторваться от подпорки при малейшем разматывании и, кроме того, он совсем не мог бы прикрепиться к подпорке, если бы междоузлия вскоре не делались довольно твердыми. У растений, лазящих при помощи листьев, подобные случаи, как мы увидим вскоре, встречаются часто, но у них это не представляет никакого затруднения, так как стебель удерживается на месте черешками листьев [обхватывающими подпорку].

У многочисленных других обладающих круговым движением и вьющихся растений, которые я наблюдал, я никогда не замечал, чтобы движение изменяло первоначальное направление на противоположное, за исключением двух случаев, а именно — это явление наблюдалось

* «Journal of the Linn. Soc. (Bot.)», vol. IX, p. 344. Я часто буду иметь случай ссылаться на эту интересную статью, в которой автор исправляет или подтверждает различные сведения, сообщаемые мною. [Перевод этой статьи Фр. Мюллера см. в этом томе, стр. 527, примечание 2.]

** Я вырастил девять экземпляров гибридной *Loasa Herbertii*, и шесть из них также изменили направление своей спирали, взбираясь по подпорке.

однажды и лишь на небольшом протяжении у *Ipomoea jucunda* и часто у *Hibbertia dentata*. Последнее растение сначала приводило меня в большое затруднение, потому что я постоянно замечал, что его длинные и гибкие побеги, очевидно хорошо приспособленные к обвиванию, описывали круг, полукруг или четверть круга в одном направлении, а затем начинали двигаться в противоположном; поэтому, когда я помещал эти побеги подле тонких или толстых колышков или отвесно протянутых бечевок, они как будто постоянно пытались взобраться по ним, но всегда терпели неудачу. Тогда я окружил растение массой ветвистых прутьев: побеги поднимались и пробирались между ними, но некоторые отклонялись вбок, и их свисающие верхушки редко загибались кверху, как это обыкновенно бывает с вьющимися растениями. Наконец, я окружил второе растение множеством тонких вертикальных колышков и поместил его подле первого, окруженного прутиками; и вот теперь оказалось, что оба они получили то, что им требовалось, потому что они вились вверх по параллельным колышкам, обвиваясь иногда вокруг одного, а иногда вокруг нескольких сразу; при этом побеги направлялись вбок от одного горшка к другому; но когда растения стали старше, некоторые из побегов начали виться правильно вверх по тонким вертикальным колышкам. Хотя круговое движение совершалось иногда в одном направлении, иногда в другом, однако растения всегда вились слева направо; * таким образом, наиболее энергичное и наиболее постоянное круговое движение должно было совершаться против солнца. Повидимому, эта Hibbertia приспособлена как к тому, чтобы взбираться вверх при помощи обвивания, так и к тому, чтобы стелиться в стороны по густому австралийскому кустарнику.

Я описал вышеприведенный случай довольно подробно, потому что, насколько мне известно, у вьющихся растений редко можно найти какие-либо специальные приспособления, чем они сильно отличаются от более высоко организованных лазящих растений, снабженных усиками. *Solanum dulcamara*, как мы сейчас увидим, может обвиваться только вокруг тонких и гибких стеблей. Большинство вьющихся растений приспособлено к тому, чтобы взбираться по подпоркам умеренной, хотя и различной толщины. Наши английские вьющиеся растения, по моим наблюдениям, никогда не обвиваются вокруг деревьев, если не считать вьющейся жимолости (*Lonicera periclymenum)*, которую я видел обвивающей молодое буковое дерево в $4^1/_2$ дюйма в диаметре. Моль (стр. 134) нашел, что *Phaseolus multiflorus* и *Ipomoea purpurea*, помещенные в комнате с боковым освещением, оказывались не в состоянии виться по кольям толщиною от трех до четырех дюймов, потому что это мешало круговому движению по причинам, которые мы сейчас объясним. Однако на открытом воздухе Phaseolus обвивал жердь большей толщины, хотя и не мог обвиться вокруг подпорки, имевшей девять дюймов в диаметре. Тем не менее некоторые вьющиеся растения из умеренно теплых стран могут справляться с подпорками такой толщины; так, д-р Гукер сообщает мне, что в Кью *Ruscus androgynus* взобрался по столбу толщиною в девять дюймов; далее, в то время как

* У другого рода, принадлежащего к одному семейству с Hibbertia, именно у Davilla, по словам Фрица Мюллера (ibid., стр. 349), «стебель вьется безразлично слева направо и справа налево; а однажды я видел, как побег, взбиравшийся по дереву в пять дюймов в диаметре, переменил свое направление на противоположное, подобно тому, как это часто наблюдается у Loasa».

Wistaria, выращенная мною в небольшом горшке, в течение целых недель тщетно пыталась обвиться вокруг столба, толщиною от 5 до 6 дюймов, это растение в Кью взобралось по стволу, толщиною более чем в шесть дюймов. С другой стороны, тропические вьющиеся растения могут взбираться по еще более толстым деревьям; так, по сообщению д-ров Томсона и Гукера, это наблюдается у *Butea parviflora*, принадлежащей к Menispermaceae, а также у некоторых видов Dalbergia и других бобовых растений.* Эта способность, повидимому, необходима для каждого вида, которому приходится взбираться, обвиваясь, по большим деревьям тропического леса, потому что иначе растение едва ли добралось бы когда-нибудь до света. В наших умеренных странах для вьющихся растений, отмирающих каждый год, было бы вредно, если бы они были способны обвиваться вокруг стволов деревьев, потому что они все равно не могли бы за один сезон вырасти настолько, чтобы добраться до вершины и до света.

Как объяснить то, что некоторые вьющиеся растения оказываются приспособленными к тому, чтобы взбираться *только* по тонким стеблям, между тем, как другие могут обвиваться вокруг толстых стволов, — я не знаю. Мне казалось вероятным, что вьющиеся растения с очень длинными стеблями, совершающими круговые движения, должны обладать способностью взбираться по толстым подпоркам; поэтому я поместил *Ceropegia Gardnerii* подле столба толщиною в шесть дюймов, но стеблям совершенно не удалось обвиться вокруг него; их большая длина и способность к движению помогают им только находить какой-нибудь отдаленный стебель, вокруг которого они могли бы обвиться. *Sphaerostemma marmoratum* принадлежит к числу мощных вьющихся тропических растений, и так как ее круговое движение очень медленно, то я и предположил, что это последнее обстоятельство помогает ей, быть может, взбираться по толстым подпоркам; но хотя она оказалась в состоянии обвивать шестидюймовый столб, однако проделывала это только на одном уровне или в одной плоскости, не образовывала спирали и не взбиралась кверху этим способом.[9]

Так как папоротники сильно отличаются по строению от явнобрачных растений, то не лишнее будет показать здесь, что вьющиеся папоротники не отличаются по своим повадкам от других вьющихся растений. У *Lygodium articulatum* два междоузлия стебля (собственно, главного черешка), впервые образующихся из корневища, не движутся; третье от поверхности земли междоузлие обладает круговым движением, но сначала очень медленным. Этот вид вообще обладает медленным круговым движением, но *Lygodium scandens* совершил пять оборотов, из которых каждый в среднем длился 5 часов 45 минут, а эта цифра довольно хорошо выражает обычную скорость движения у явнобрачных растений, если взять вместе движущиеся быстро и медленно. С повышением температуры скорость движения увеличивалась. На всех стадиях роста круговое перемещение наблюдалось только в двух верхних междоузлиях. Черта, проведенная краской вдоль выпуклой

* Фриц Мюллер (ibid., стр. 349) сообщает, что однажды он видел в лесах южной Бразилии древесный ствол, более пяти футов в обхвате, спирально обвитый каким-то растением, повидимому, принадлежащим к Menispermaceae. В своем письме ко мне он прибавляет, что большинство тамошних лазящих растений, взбирающихся по толстым деревьям, цепляются посредством корней, а некоторые снабжены усиками.

поверхности междоузлия, совершающего круговые движения, сначала перемещается на одну боковую поверхность, потом оказывается на вогнутой стороне, потом на другой боковой поверхности и, наконец, снова на выпуклой. Ни междоузлия, ни черешки листьев не обнаруживают чувствительности к трению. Движение идет в обычном направлении, т. е. навстречу солнцу, а когда стебель вьется по тонкой палочке, он закручивается вокруг собственной оси в том же направлении. Молодые междоузлия, обвившись вокруг палочки, слегка скользят по ней вверх под влиянием продолжающегося в них роста. Если вскоре отнять палочку, они выпрямляются и снова начинают круговое движение. Концы свисающих побегов загибаются вверх и обвиваются вокруг самих себя. Во всех этих отношениях Lygodium вполне тождествен с вьющимися явнобрачными растениями, и вышеприведенный перечень можно рассматривать, как сводку важнейших свойств всех вьющихся растений.

Способность к круговому движению зависит от общего состояния здоровья и мощности растения, как это было обстоятельно выяснено Пальмом. Но движение каждого отдельного междоузлия настолько независимо от других, что срезание верхнего не отражается на круговых движениях нижнего. Однако, когда Дютроше срезал два побега хмеля и поместил их в воду, то их движение сильно замедлилось: один из них описал круг в 20 часов, а другой — в 23 часа, в то время как они должны были бы сделать полный оборот в 2—$2^1/_2$ часа. Срезанные и поставленные в воду побеги турецких бобов подобным же образом замедляли свое движение, хотя и в меньшей степени. Я неоднократно наблюдал, что переноска растения из оранжереи в комнату или из одной части оранжереи в другую всегда останавливала движение на некоторое время; отсюда я заключаю, что растения, произрастающие на воле в открытых местах, должны прекращать свои круговые движения во время очень бурной погоды. Понижение температуры всегда вызывало значительное замедление кругового перемещения; но Дютроше (том XVII, стр. 994, 996) представил такие точные наблюдения по этому предмету над обыкновенным горохом, что мне нет нужды говорить еще что-либо об этом. Когда вьющиеся растения стоят в комнате подле окна, то свет в некоторых случаях оказывает замечательное влияние на круговые движения (как это наблюдал тот же Дютроше у гороха, стр. 998), которое, впрочем, проявляется в неодинаковой мере у различных растений; так, например, *Ipomoea jucunda* описала полный круг в 5 часов 30 минут, причем полукруг от света длился 4 часа 30 минут, а полукруг к свету только 1 час. *Lonicera brachypoda* совершила оборот, в противоположном по сравнению с Ipomoea направлении, в 8 часов, причем на полукруг от света потребовалось 5 часов 23 минуты, а к свету — лишь 2 часа 37 минут. Из того факта, что скорость кругового движения у всех растений, которые я наблюдал, была почти одинакова днем и ночью, я заключаю, что действие света сводится только к замедлению одного полукруга и ускорению другого, так что скорость полного оборота не изменяется сколько-нибудь значительно. Это действие света представляется весьма замечательным, если мы примем во внимание, насколько мало развиты листья на молодых и тонких междоузлиях, обладающих круговым движением. Это тем более замечательно, что, по мнению ботаников (Моль, стр. 119), вьющиеся растения очень мало чувствительны к действию света.

Чтобы закончить свой очерк вьющихся растений, я приведу несколько разнообразных и любопытных случаев. У большинства вьющихся растений все ветви, сколько бы их ни было, совершают круговое движение разом; однако, по словам Моля (стр. 4), у *Tamus elephantipes* вьются только боковые ветви, но не главный стебель. С другой стороны, у одного вьющегося вида Asparagus совершал круговые движения и вился только главный стебель, но не ветви; однако следует отметить, что растение не обладало сильным ростом. Мои экземпляры *Combretum argenteum* и *C. purpureum* пустили много коротких и сильных побегов, но эти последние не обнаруживали никаких признаков кругового движения, и я не мог понять, каким образом эти растения могут лазить; но, наконец, *Combretum argenteum* пустил из нижней части одной из главных ветвей тонкий побег в 5 или 6 футов длиною, который сильно отличался по виду от прежних побегов тем, что его листья были мало развиты; и этот побег энергично производил круговые движения и обвивался вокруг подпорки. Таким образом, это растение образует побеги двоякого рода. У *Periploca Graeca* (Пальм, стр. 43) вьются только самые верхние побеги. *Polygonum convolvulus* вьется только в середине лета (Пальм, стр. 43, 94), и потому растение осенью не обладает ни малейшею наклонностью лазить, хотя его рост в это время очень силен. Большинство Asclepiadaceae принадлежит к числу вьющихся растений; но *Asclepias nigra* только «in fertiliori solo incipit scandere subvolubili caule» [10] (Willdenow, цитируется и подтверждается Пальмом, стр. 41). *Asclepias vincetoxicum* вьется не всегда, а лишь иногда (Пальм, стр. 42; Моль, стр. 112), когда растет при известных условиях. То же замечается и у двух видов Ceropegia: профессор Гарвей сообщает мне, что эти растения на своей южноафриканской родине, где очень сухо, обычно растут вертикально, достигая от 6 дюймов до 2 футов в высоту, и лишь немногие более высокие экземпляры обнаруживают наклонность изгибаться; а между тем те же растения, когда они культивировались близ Дублина, регулярно вились вверх по кольям на 5 или на 6 футов в вышину. Большинство Convolvulaceae отлично вьются, но *Ipomoea argyraeoides* в Южной Африке всегда растет в виде вертикальных плотных кустиков, достигая 12—18 дюймов в высоту, и только один экземпляр в коллекции проф. Гарвея обнаружил явную наклонность виться. С другой стороны, растеньица, выращенные из семян близ Дублина, вились по кольям более, чем на 8 футов в вышину. Эти факты замечательны, так как едва ли может быть сомнение в том, что в более сухих местностях Южной Африки эти растения размножались в течение тысяч поколений в условиях, [способствовавших сохранению] вертикального положения, и, однако, в продолжение всего этого периода не утратили врожденной способности к самопроизвольному круговому движению и завиванию, которая проявляется всякий раз, когда их стебли удлиняются под влиянием соответствующих условий существования. Большинство видов Phaseolus принадлежит к числу вьющихся растений, но некоторые разновидности *Phaseolus multiflorus* образуют (Léon, p. 681) два рода побегов, одни вертикальные и толстые, другие тонкие и вьющиеся. Я видел разительные примеры этого любопытного случая изменчивости у так называемых «карликовых» парниковых бобов Фульмера («Fulmer's dwarf forcing-bean»), которые иногда образовывали только один вьющийся побег.

Solanum dulcamara принадлежит к числу наиболее слабых пред-

ставителей вьющихся растений: часто можно видеть его растущим в виде вертикального кустика; когда же он растет в чаще, то просто карабкается вверх между ветвями, но не вьется; однако, по словам Дютроше (том XIX, стр. 299), когда он растет подле тонкой и гибкой подпорки, вроде, например, стебля крапивы, то он обвивается вокруг нее. Я выбрал несколько этих растений и вокруг одних поставил палочки, а подле других поместил вертикально протянутые бечевки, и растения обвивались только вокруг бечевок. Стебель их вьется безразлично и вправо, и влево. Некоторые другие виды Solanum и другого рода, принадлежащего к тому же семейству, а именно Habrothamnus, описываются в садоводственных книгах, как вьющиеся растения; но, повидимому, они обладают этою способностью лишь в очень слабой степени. Можно предполагать, что виды этих двух родов пока только отчасти приобрели способность виться. С другой стороны, относительно *Tecoma radicans*, — растения, которое принадлежит к семейству, изобилующему вьющимися видами и лазящими при помощи усиков, но которое, подобно плющу, лазит при помощи корешков, — мы можем предположить, что оно утратило первоначальную привычку к обвиванию, потому что его стебель обнаруживает легкие неправильные движения, которые едва ли можно объяснить неравномерным действием света. Не трудно понять, каким образом спирально вьющееся растение может постепенно перейти в лазящее просто при помощи корней; в самом деле, молодые междоузлия *Bignonia Tweedyana* и *Hoya carnosa* обладают круговым движением и вьются, но в то же время пускают корешки, которые прикрепляются ко всякой подходящей поверхности; таким образом, [11] утрата способности виться не была бы большим ущербом для этих видов, а в некоторых отношениях даже послужила бы к их выгоде, так как в этом случае растения стали бы взбираться по подпорке по более прямой линии.*

* Фриц Мюллер опубликовал несколько интересных фактов и взглядов относительно строения древесины у лазящих растений в «Bot. Zeitung», 1866, стр. 57, 65.

ГЛАВА II

РАСТЕНИЯ-ЛИСТОЛАЗЫ

Растения, лазящие при помощи листовых черешков, обладающих самопроизвольным круговым движением и чувствительностью. — Clematis. — Tropaeolum. — Maurandia с цветочными ножками, обладающими самопроизвольным движением и чувствительностью к прикосновению. — Rhodochiton. — Lophospermum с чувствительными междоузлиями. — Solanum, утолщение черешков, обхватывающих подпорку. — Fumaria. — Adlumia. — Растения, лазящие при помощи продолжений средних жилок. — Gloriosa. — Flagellaria. — Nepenthes. — Общее заключение о растениях-листолазах.

Мы переходим теперь ко второму классу лазящих растений, а именно — к тем, которые взбираются вверх при помощи раздражимых, или чувствительных, органов. Ради удобства, растения этого класса подразделены на две группы, а именно — на растения-листолазы, т. е. такие, листва которых сохраняет свои физиологические свойства, и на растения, снабженные усиками. Но эти две группы постепенно переходят одна в другую, как это мы увидим на примере Corydalis и Gloriosa.

Уже давно было замечено, что многие растения лазят при помощи своих листьев, т. е. при помощи либо черешков, либо продолжений средних жилок; но описания их не шли далее этого простого факта. Пальм и Моль помещают эти растения в один класс с теми, которые снабжены усиками; но так как лист, вообще говоря, представляет собою нечто определенное, то настоящая классификация, несмотря на свою искусственность, имеет по меньшей мере некоторые преимущества. Растения-листолазы, кроме того, во многих отношениях занимают промежуточное положение между вьющимися и снабженными усиками. Я наблюдал восемь видов Clematis [ломоноса] и семь видов Tropaeolum [настурции] с целью посмотреть, какая степень различия в способе лазанья существует в пределах одного и того же рода, и различия оказались значительны.

Clematis. — *C. glandulosa*. — Тонкие верхние междоузлия совершают круговые движения в направлении против солнца, совершенно так же, как это бывает у настоящих вьющихся растений; насколько можно судить по трем оборотам, средняя скорость каждого из них 3 часа 48 минут. Главный побег немедленно обвился вокруг колышка, приставленного к нему; но, описав открытую спираль только в полтора оборота, он поднялся на небольшое расстояние в вертикальном направлении, затем повернул назад и обвился на два оборота в противоположном направлении. Это оказалось возможным вследствие того, что прямой участок стебля между двумя спиралями, направ-

ленными в противоположные стороны, утратил гибкость. Простые, широкие, яйцевидные листья этого тропического вида с их короткими толстыми черешками кажутся мало приспособленными к какому-либо движению, и, пока растение вьется вверх по вертикальной палке, они совсем не употребляются в дело. Тем не менее, если черешок молодого листа потереть несколько раз с одной стороны тоненькой хворостинкой, то он по прошествии нескольких часов изогнется в эту сторону, а потом опять распрямится. Нижняя сторона [черешков], повидимому, наиболее чувствительна, но эта чувствительность, или раздражимость, слаба по сравнению с той, с которой мы встретимся у некоторых из описанных далее видов; так, например, петля из бечевки, весящая 1,64 грана (106,2 мг) и висевшая в течение нескольких дней на молодом черешке листа, произвела на него едва заметное действие. На рисунке, приведенном здесь, изображены два молодых листка, которые естественным образом обхватили две тоненькие ветки. Вилообразный прутик, помещенный таким образом, что он слегка нажимал на нижнюю сторону молодого черешка, вызвал в нем в течение двенадцати часов сильный изгиб, который в конце концов принял такие размеры, что лист перегнулся на другую сторону стебля; когда же вилообразная палочка была удалена, лист медленно вернулся к своему прежнему положению.

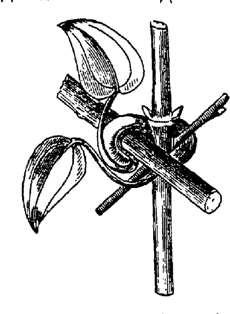


Рис. 1. *Clematis glandulosa*
Два молодых листка, обхвативших две ветки; участки, обхватившие ветки, утолщены.

Молодые листья постепенно сами собою изменяют свое положение: только что образовавшиеся черешки направлены кверху параллельно стеблю; затем они медленно наклоняются книзу, остаются некоторое время под прямым углом к стеблю и потом так сильно нагибаются книзу, что пластинка листа поворачивается к земле своей вершиной, завернутой внутрь, вследствие чего весь черешок и лист вместе образуют крючок. Это дает им возможность зацепляться за каждую ветку, с которой они приходят в соприкосновение при круговом перемещении междоузлий. Если же этого не случится, они сохраняют свою крючкообразно-изогнутую форму в течение продолжительного времени, а затем, загибаясь кверху, снова принимают свое прежнее положение, которое больше не меняется. Черешки, обхватившие какой-нибудь предмет, вскоре сильно утолщаются и становятся более крепкими, как это можно видеть на рисунке.

Clematis montana. — Длинные, тонкие черешки листьев в молодом возрасте чувствительны, и если их слегка потереть, изгибаются в сторону, раздражаемую трением, а потом выпрямляются. Они гораздо чувствительнее черешков *Clematis glandulosa*, потому что петля из нитки, весящая четверть грана (16,2 мг), вызвала в них изгиб; петля весом только в одну восьмую грана (8,1 мг) иногда оказывала, иногда не оказывала действия. Чувствительность распространяется от пластинки листа к стеблю. Могу указать здесь, что я во всех случаях определял вес бечевок и ниток, которые я употреблял, тщательно взвешивая на химических весах концы в 50 дюймов длиной и затем отрезая от них участки определенной длины. На главном черешке сидят три листочка, но их коротенькие вторичные черешки не обладают чувствительностью. Один молодой наклоненный побег (растение стояло в оран-

жерее) описал большой круг, двигаясь навстречу солнцу, в течение 4 часов 20 минут, но на следующий день, когда было очень холодно, ему потребовалось на то же 5 часов 10 минут. Когда я помещал подле описывавшего круги стебля колышек, черешки листьев, торчавших под прямым углом, вскоре натыкались на него, и вследствие этого круговое движение прекращалось. Тогда черешки, раздраженные прикосновением к колышку, начинали обвиваться вокруг него. Если колышек был тонкий, черешок иногда обвивался вокруг него дважды. Это не оказывало никакого действия на противоположный лист. Положение, занимаемое стеблем после того, как черешок обхватил колышек, напоминало позу человека, стоящего подле столба и обхватившего его горизонтально протянутой рукой. Относительно способности стебля завиваться вокруг подпорки будут сделаны некоторые указания в разделе, посвященном *Clematis calycina.*

Clematis Sieboldi. — Один побег сделал три оборота навстречу солнцу, длившиеся в среднем по 3 часа 11 минут. В отношении способности к обвиванию этот вид похож на предыдущий. Они очень сходны также по строению и функции листьев, с тою только разницей, что черешки у боковых и концевых листочков [*Cl. Sieboldi*] обладают чувствительностью. Петля из нитки весом в одну восьмую грана оказывала действие на главный черешок, но не ранее, как по прошествии двух или трех дней. Листья имеют замечательную повадку: они самопроизвольно производят круговые движения, причем обыкновенно описывают вертикальные эллипсы, совершенно так же, но в меньшей степени, как это будет описано в разделе, посвященном *Clematis microphylla.*

Clematis calycina. — Молодые побеги тонкие и гибкие; один побег, совершавший круговые движения, описал широкий овал в течение 5 часов 30 минут, а другой — в течение 6 часов 12 минут. Они двигались по солнцу; но при продолжительном наблюдении, вероятно, оказалось бы, что направление движения изменяется у этого вида, как и у всех других представителей рода Clematis. Это растение гораздо лучше вьется, чем два предыдущих вида: стебель иногда делал два спиральных оборота вокруг тонкого колышка, если последний не был сучковат, а затем тянулся вертикально вверх на некоторое расстояние и, повернув назад, делал один или два оборота в противоположном направлении. Этот поворот спирали в обратную сторону наблюдался и у всех предыдущих видов. Листья настолько малы по сравнению с листьями большинства других видов, что их черешки с первого взгляда кажутся мало приспособленными к обхватыванию подпорки. Тем не менее круговое движение оказывает важную услугу благодаря тому, что приводит черешки в соприкосновение с окружающими предметами, которые обхватываются ими медленно, но надежно. Концы молодых черешков, которые только одни и обладают чувствительностью, несколько загнуты книзу, так что имеют слегка крючковатый вид; в конце концов, весь лист, если ему не удастся за что-либо зацепиться, принимает горизонтальное положение. Я слегка потер тонким прутиком нижнюю поверхность двух молодых черешков, и через 2 часа 30 минут они немного загнулись книзу, а через 5 часов после того, как я потер их, конец одного полностью загнулся назад параллельно основной части; спустя 4 часа он опять почти совершенно выпрямился. Для того, чтобы показать, насколько чувствительны молодые черешки, могу упомянуть, что когда я едва-едва прикоснулся к нижним поверхностям двух черешков капелькой акварели, которая, засохнув, образовала

чрезвычайно маленькую и тоненькую корочку, этого оказалось достаточно, чтобы оба они в течение 24 часов загнулись книзу. Пока растение молодо, каждый лист состоит из трех отдельных листочков, которые имеют едва заметные черешки, не обладающие чувствительностью; когда же растение достаточно вырастет, черешки двух боковых и концевого листочков достигают значительной длины и приобретают чувствительность и способность обхватывать предметы в любом направлении.

Листовой черешок, обхвативший ветку, претерпевает некоторые замечательные изменения, которые наблюдаются и у других видов, но не в такой резкой форме, и потому я опишу их только здесь. Черешок, обхвативший какой-нибудь предмет, через два или три дня оказывается сильно вздутым и, в конце концов, утолщается почти вдвое по сравнению с противолежащим черешком, которому не удалось ухватиться за какой-либо предмет. При рассматривании в микроскоп тонких поперечных разрезов через оба черешка разница между ними бросается в глаза: сторона черешка, находившаяся в соприкосновении с подпоркой, состоит из слоя бесцветных клеточек, длинные оси которых направлены от центра и которые гораздо крупнее соответствующих клеточек противоположного, неизмененного черешка; центральные клеточки также несколько увеличены в размере; вся ткань становится очень твердой. Наружная поверхность обыкновенно приобретает ярко-красную окраску. Но кроме этих видимых изменений в природе тканей происходит еще другое, гораздо большее изменение: черешок листа, не обхватившего подпорки, гибок и легко ломается, между тем как обвившийся черешок приобретает исключительную упругость и твердость, так что требуется значительная сила, чтобы переломить его. Этим изменением, вероятно, достигается значительная долговечность; по крайней мере, это несомненно по отношению к черешкам *Clematis vitalba*. Значение этих изменений вполне очевидно, а именно — черешки могут служить прочной и долговременной опорой для стебля.

Clematis microphylla, var. *leptophylla*. — Длинные и тонкие междоузлия этого австралийского вида совершают круговые движения то в одном направлении, то в обратном, описывая длинные, узкие, неправильные эллипсы или большие круги. Четыре оборота были пройдены в среднем в течение 1 часа 51 минуты каждый (разница минут пять), так что этот вид движется гораздо быстрее, чем другие представители рода Clematis. Побеги, помещенные подле вертикального колышка, либо обвиваются вокруг него, либо обхватывают его основной частью своих черешков. Молодые листья имеют почти такую же форму, как листья *Clematis viticella*, и действуют наподобие крючков совершенно так же, как это будет описано в разделе, посвященном названному виду. Но листочки более рассечены, и каждый сегмент в молодом состоянии заканчивается жестким острием, сильно загнутым книзу и внутрь; вследствие этого весь лист легко цепляется за соседние предметы. На черешки молодых концевых листочков оказывают действие повешенные на них петли из ниточек весом в $^1/_8$ и даже в $^1/_{16}$ грана. Основная часть главного черешка гораздо менее чувствительна, но все же обхватывает колышек, к которому она прижимается.

В молодом возрасте листья находятся в произвольном круговом движении, совершающемся безостановочно и медленно. Я поместил побег, прикрепленный к колышку, под стеклянный колпак и отмечал на нем в течение нескольких дней перемещение листьев. При этом обыкновенно получалась очень неправильная линия, но в один из дней фигура, полу-

ченная в течение восьми и трех четвертей часа, ясно изображала три с половиной неправильных эллипса; самый совершенный из них был описан за 2 часа 35 минут. Два противоположных листа двигались независимо друг от друга. Это движение листьев должно помогать движению междоузлий, приводя черешки в соприкосновение с окружающими предметами. Я заметил это движение слишком поздно и потому не имел возможности наблюдать его у других видов, но, по аналогии, едва ли можно сомневаться в существовании самопроизвольного движения листьев, по крайней мере, у *Clematis viticella*, *C. flammula* и *C. vitalba*, а судя по *C. Sieboldi*, то же, вероятно, наблюдается у *C. montana* и *C. calycina*. Я убедился, что простые листья *Clematis glandulosa* не обнаруживают никаких признаков самопроизвольного кругового движения.

Clematis viticella, var. *venosa*. — У этого и у двух следующих видов способность к спиральному завиванию совершенно утрачена, что, повидимому, зависит от уменьшения гибкости междоузлий и от препятствия, оказываемого большими размерами листьев. Но способность к круговому движению не утрачена, хотя и ослаблена. У рассматриваемого вида молодое междоузлие, помещенное против окна, описало три узких эллипса под прямым углом к направлению света, причем на каждый в среднем потребовалось 2 часа 40 минут. Когда же оно было помещено таким образом, чтобы движение совершалось к свету и от света, то скорость движения сильно увеличилась для одной половины оборота и замедлилась для другой, так же, как у вьющихся растений. Эллипсы были малы: длинный диаметр, описанный верхушкой побега, на которой сидела пара неразвернувшихся листьев, равнялся лишь $4^5/_8$ дюйма, а диаметр, описанный верхушкой предпоследнего междоузлия,—лишь $1^1/_8$ дюйма. Даже в самый благоприятный период роста каждый лист едва ли может перемещаться взад и вперед под влиянием движения междоузлий более, чем на два или три дюйма; но, как уже указано выше, сами листья также, вероятно, обладают произвольным движением. Движение всего побега, под влиянием ветра и под влиянием быстрого роста, вероятно, почти столь же успешно приводит черешки в соприкосновение с окружающими предметами, как и эти произвольные движения.

Листья [у описываемого растения] очень крупны. Каждый лист состоит из трех пар боковых листочков и одного концевого, которые все сидят на очень длинных черешочках. Главный черешок слегка изогнут под углом вниз во всех точках, где прикрепляется пара листочков (см. рис. 2), а черешок концевого листочка загибается книзу под прямым углом; вследствие этого весь черешок со своей изогнутой под прямым углом верхушкой действует как крючок. Так как боковые черешки направлены несколько кверху, то этот крючок представляет собой отлично цепляющееся орудие, при помощи которого листья быстро перепутываются с окружающими предметами. Если же им не удается ухватиться за что-нибудь, то весь черешок, в конце концов, выпрямляется. Главный черешок, вторичные черешки и три ветви, на которые обыкновенно подразделяется каждый базилатеральный вторичный черешок,— все обладают чувствительностью. Основная часть главного черешка, между стеблем и первой парой листочков, менее чувствительна, чем остальные части; однако она обхватывает колышек, с которым остается в соприкосновении. Нижняя поверхность прямоугольно изогнутой концевой части (на которой сидит концевой листочек), образующая внут-

реннюю сторону конца крючка, представляет собой наиболее чувствительную часть; этот участок, очевидно, наилучше приспособлен к тому, чтобы обхватывать подпорки, находящиеся в некотором отдалении. Чтобы показать разницу в чувствительности отдельных частей, я осторожно надевал бечевочные петли одинакового веса (в одном случае весом только в 0,82 грана, или 53,14 мг) на различные боковые черешочки и на концевой; через несколько часов последний оказался согнутым, между тем как на другие черешочки это не производило никакого действия даже в течение 24 часов. С другой стороны, когда концевой черешочек был приведен в соприкосновение с тонким колышком, он заметно искривился уже через 45 минут, а через 1 час 10 минут передвинулся на девяносто градусов; между тем, один боковой черешочек искривился сколько-нибудь заметно лишь по прошествии 3 часов 30 минут. Если отнять колышки, черешки всегда продолжают потом двигаться в течение многих часов; то же происходит, если слегка потереть их; но уже через один день они снова выпрямляются, если, конечно, изгиб не был слишком большим или не продолжался очень долго.

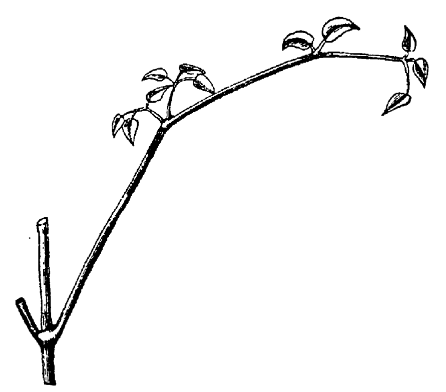


Рис. 2. Молодой лист *Clematis viticella*

Заслуживает внимания различие вышеописанных видов, выражающееся в постепенном расширении чувствительности в черешках. У *Clematis montana* она сосредоточена в главном черешке и не распространяется на черешочки трех листочков; то же наблюдается у молодых растений *C. calycina*, но у более старых чувствительность распространяется и на эти три вторичных черешка. У *C. viticella* чувствительность распространяется на черешки семи листочков и на подразделения базилатеральных черешочков. Но зато у этого последнего вида она ослаблена в основной части главного черешка, т. е. именно в той, в которой она сосредоточена у *C. montana*; в то же время она возрастает в круто изогнутой концевой части.

Clematis flammula. — Довольно толстые, прямые и упругие побеги, обладавшие энергичным ростом весною, совершали в этот период года небольшие овальные обороты, двигаясь по солнцу. Четыре оборота длились в среднем по 3 часа 45 минут. Длинная ось овала, описанного самым кончиком побега, была направлена под прямым углом к линии, соединяющей противоположные листья; ее длина в одном случае равнялась только $1^3/_8$, а в другом — $1^6/_8$ дюйма, так что молодые листья перемещались лишь на очень короткое расстояние. Наблюдая побеги того же самого растения среди лета, когда они росли не так быстро, я нашел, что они совсем не совершали движений. Другое растение я срезал ранним летом, так что к 1 августа оно образовало новые, довольно сильные побеги; когда я наблюдал их под стеклянным колпаком, они оказывались совершенно неподвижными в некоторые дни, а в другие перемещались приблизительно на одну восьмую дюйма в ту и другую сторону. Следовательно, способность к круговому движению у этого вида сильно ослаблена, а при неблагоприятных условиях совершенно утрачивается.

Соприкосновение побега с окружающими предметами должно стоять в зависимости от самопроизвольного движения листьев (которое, вероятно, существует, хотя и не доказано), от быстрого роста и от движения под влиянием ветра. Поэтому-то, быть может, черешки и приобрели высокую степень чувствительности, как компенсацию слабой способности побегов к движению.

Черешки у этого вида загнуты книзу и имеют ту же крючковатую форму, как и у *Clematis viticella*. Срединный черешок и боковые черешки чувствительны, в особенности — их сильно изогнутая концевая часть. Так как чувствительность здесь больше, чем у всех других видов Clematis, которые я наблюдал, и так как она замечательна сама по себе, то я приведу и другие подробности. Пока черешки еще настолько молоды, что не отделены друг от друга, они не обладают чувствительностью; когда пластинка листочка достигает в длину одной четверти дюйма (т. е. около одной шестой полной длины), чувствительность достигает высшего предела; но в этот период черешки бывают развиты сравнительно гораздо сильнее, чем листовые пластинки. Вполне взрослые черешки совершенно нечувствительны. Тоненький колышек, помещенный таким образом, чтобы он слегка надавливал на черешок, на котором сидел листочек в одну четверть дюйма длиною, вызвал изгиб в черешке через 3 часа 15 минут. В другом случае черешок сделал полный оборот вокруг колышка в 12 часов. Эти черешки были оставлены в извитом положении на 24 часа, а затем колышки были удалены; но черешки уже более не распрямились. Я взял прутик тоньше самого черешка и четыре раза провел им вверх и вниз по различным черешкам: по прошествии 1 часа 45 минут все они слегка искривились, и кривизна все увеличивалась в течение нескольких часов, а потом пошла на убыль; однако даже через 25 часов после того, как я потер их, следы искривления были еще заметны. Другие черешки, которые я таким же образом потер дважды, т. е. провел прутиком один раз снизу вверх, а другой — сверху вниз, заметно искривились приблизительно через 2 часа 30 минут, причем концевой черешочек переместился сильнее боковых; все они снова распрямились по прошествии 12—14 часов. Наконец, один черешок я слегка потер тем же прутиком только один раз на протяжении около одной восьмой дюйма: он слегка изогнулся по прошествии 3 часов и оставался в таком положении в течение 11 часов, но на следующее утро он оказался совершенно выпрямленным.

Следующие наблюдения отличаются бóльшей точностью. Проделав опыты с более тяжелыми отрезками бечевок и ниток, я надел петлю из тонкой бечевки, весом в 1,04 грана (67,4 мг), на концевой черешок; через 6 часов 40 минут было заметно искривление; через 24 часа черешок образовал незамкнутое кольцо вокруг бечевки; через 48 часов кольцо почти замкнулось, а через 72 часа так плотно обхватило бечевку, что потребовалось некоторое усилие, чтобы вытащить ее. Петля весом в 0,52 грана (33,7 мг) вызвала через 14 часов едва заметное искривление бокового черешочка, а через 24 часа он переместился на девяносто градусов. Все эти наблюдения были сделаны в течение лета; следующий опыт я проделал весною, когда черешки, повидимому, обладают большею чувствительностью. Петля из ниточки, весом в одну восьмую грана (8,1 мг), не произвела никакого действия на боковые черешки, но, будучи накинута на концевой, вызвала в нем через 24 часа умеренное искривление; по истечении 48 часов это искривление, хотя петля и не была снята, уменьшилось, однако не изгладилось вполне, откуда видно, что

черешок отчасти привык к этому недостаточному раздражению. Я дважды повторил этот опыт, и результат был почти тот же. Наконец, я дважды надевал осторожно при помощи щипчиков нитяную петлю весом всего лишь в одну шестнадцатую грана (4,05 мг) на концевой черешочек (причем растение, конечно, находилось в полном покое и в замкнутой комнате), и эта тяжесть определенно вызывала изгиб, который очень медленно увеличивался, пока черешок не перемещался почти на девяносто градусов; дальше этого предела движение не шло, но пока петля оставалась надетой, черешок не выпрямлялся вполне.

Принимая во внимание, с одной стороны, толщину и твердость листовых черешков, а с другой — тонкость и мягкость тоненькой бумажной нитки и крайнюю ничтожность ее веса, равного одной шестнадцатой грана (4,05 мг), следует признать эти факты замечательными. Но я имею основание думать, что даже меньшая тяжесть способна вызывать искривление, если она оказывает давление на поверхность более широкую чем та, на которую действует нитка. Заметив, что конец висевшей бечевки, случайно коснувшийся черешка, вызвал в нем изгиб, я взял два отрезка тоненького шнурочка в 10 дюймов длиною (весом в 1,64 грана) и привязал их к палочке, так что они свисали почти отвесно вниз, насколько это позволяла их малая толщина и извилистая форма, после того как они были вытянуты; затем я осторожно расположил концы их так, что они едва касались двух листовых черешков; и эти последние определенно искривились спустя 36 часов. Один из концов коснулся угла, образуемого концевым и боковым черешочками, и спустя 48 часов оказался зажатым между ними, как в щипцах. В этих случаях давление, хотя оно и распространялось на более обширную поверхность, чем в опытах с бумажной ниткой, должно было быть крайне ничтожно.

Clematis vitalba. — Растения были в горшках и не совсем здоровы, так что я не решаюсь положиться на свои наблюдения, указывающие на значительное сходство в повадках между этим растением и *Clematis flammula.* Я упоминаю об этом виде только потому, что видел много доказательств того, что в естественных условиях черешки обнаруживают движение под влиянием весьма легкого давления. Так, например, я нашел, что они обхватывали увядшие былинки травы, мягкие молодые листочки клена и цветочные ножки трясунки (Briza). Последние были не толще волоса из бороды человека и, однако, были окружены и зажаты [листовыми черешками *C. vitalba*]. Черешки одного листа, настолько молодого, что ни один из его листочков еще не был развернут, отчасти обхватили прутик. Черешки почти всех старых листьев сильно извиты, даже когда они не прикреплены ни к какому постороннему предмету; но это зависит от того, что в молодом состоянии они в течение нескольких часов находились в соприкосновении с каким-нибудь предметом, который потом был удален. Ни у одного из вышеупомянутых видов, воспитывавшихся в горшках под тщательным наблюдением, никогда не наблюдалось сколько-нибудь прочного изгибания черешков, если они не раздражались прикосновением. Зимою листовые пластинки у *C. vitalba* отпадают, но черешки (как это заметил Моль) остаются прикрепленными к ветвям иногда в течение двух лет; обвившись, они обнаруживают любопытное сходство с настоящими усиками, в роде тех, которые имеются у близкого к Clematis рода Naravelia. Черешки, обхватившие какой-нибудь предмет, становятся гораздо ме-

нее гибкими, более твердыми и глянцевитыми, чем те, которым не удалось выполнить эту свойственную им функцию.

Tropaeolum. — Я наблюдал [следующие виды:] *Tropaeolum tricolorum*, *T. azureum*, *T. pentaphyllum*, *T. peregrinum*, *T. elegans*, *T. tuberosum* и одну карликовую разновидность, как я думаю, *T. minus*.

Tropaeolum tricolorum, var. *grandiflorum*. — Первые гибкие побеги, выходящие от клубневидных корней, не толще тоненькой бечевки. Один из таких побегов двигался навстречу солнцу, совершая полный оборот в среднем за 1 час 23 минуты, насколько об этом можно было судить по трем оборотам; но нет сомнения, что направление движения не всегда одинаково. У растений, выросших до большой высоты и ветвящихся, круговое движение наблюдается на всех многочисленных боковых побегах. В молодом возрасте стебель правильно вьется вокруг тонкого вертикального колышка, и однажды я насчитал восемь спиральных оборотов в одном и том же направлении, но в более взрослом состоянии стебель часто тянется прямо вверх на некоторое расстояние, а когда листовые черешки, обхватившии подпорку, остановят его, он делает один или два спиральных оборота в направлении, обратном первоначальному. Пока растение не достигнет высоты двух-трех футов,— на что требуется около месяца, считая с того времени, когда первый побег покажется из земли, — на нем не образуется настоящих листьев, а вместо них развиваются тонкие нити, окрашенные подобно стеблю. Концы у этих нитей заостренные, слегка сплющенные и с желобком на верхней поверхности. Они никогда не превращаются в листья. По мере роста в вышину, растения образуют новые нити с несколько расширенными кончиками, затем еще другие, несущие с той и другой стороны расширенного срединного кончика по одному зачаточному листовому сегменту; скоро появляются и другие сегменты, и, в конце концов, образуется настоящий лист, рассеченный на семь сегментов. Таким образом, на одном растении мы можем видеть все переходы от нитей, цепляющихся наподобие усиков, к совершенным листьям, снабженным обхватывающими черешками. Когда растение достигнет значительной высоты и прикрепится к подпорке при помощи черешков настоящих листьев, обхватывающие нити на нижней части стебля засыхают и отваливаются; таким образом, они несут лишь временную службу.

Эти нити, или зачаточные листья, равно как и черешки совершенных листьев, в молодости весьма чувствительны к прикосновению с любой стороны. Самое легкое трение через три минуты вызывало у них изгиб в сторону, с которой их терли, а одна нить через шесть минут изогнулась в кольцо; потом они снова распрямлялись. Однако, раз обхватив вполне колышек, они уже не распрямляются, если удалить его. Но — что всего замечательнее и чего я не наблюдал ни у какого другого вида Tropaeolum — нити и черешки молодых листьев, если им не удастся ухватиться за какой-нибудь предмет, сначала остаются в течение нескольких дней в первоначальном положении, а затем сами собою начинают медленно раскачиваться из стороны в сторону и, наконец, подвигаются к стеблю и обхватывают его. Со временем они тоже до некоторой степени часто стягиваются в спираль. Поэтому они вполне заслуживают названия усиков, так как используются для лазания, чувствительны к прикосновению, самопроизвольно движутся и, в конце концов, сокращаются в спираль, хотя и очень несовершенную. Описываемый вид можно было бы причислить к растениям, снабженным усиками, если бы эти признаки не были присущи только очень

молодому возрасту. Во взрослом же состоянии это растение — настоящий листолаз.

Tropaeolum azureum. — Одно из верхних междоузлий совершило четыре оборота, двигаясь по солнцу, со средней скоростью в 1 час 47 минут каждый. Стебель обвивался спирально вокруг подпорки так же неправильно, как и у предыдущего вида. Зачаточных листьев, или нитей, здесь не имеется. Черешки молодых листьев очень чувствительны: достаточно было один раз слегка потереть их прутиком, чтобы один из них явственно переместился по прошествии 5 минут, а другой — спустя 6 минут. Первый изогнулся под прямым углом через 15 минут и потом снова выпрямился спустя 5—6 часов. Другой изогнулся под влиянием нитяной петли, весившей $^1/_8$ грана.

Tropaeolum pentaphyllum. — Этот вид не обладает способностью спирально обвиваться, что, повидимому, зависит не столько от недостаточной гибкости стебля, сколько от постоянной помехи, оказываемой листовыми черешками, обхватывающими подпорку. Верхнее междоузлие совершило три оборота по направлению движения солнца, из которых каждый в среднем длился 1 час 46 минут. Главная цель кругового движения у всех видов Tropaeolum, очевидно, заключается в том, чтобы приводить листовые черешки в соприкосновение с каким-нибудь предметом, могущим служить опорой. Черешок одного молодого листа после того, как его слегка потерли, изогнулся в течение 6 минут; другой черешок в холодную погоду изогнулся через 20 минут; еще другие — в промежуток времени от 8 до 10 минут. Их кривизна обыкновенно сильно возрастала в течение 15—20 минут; затем они распрямлялись снова в течение 5—6 часов, и лишь в одном случае на это потребовалось 3 часа. Когда черешок как следует обхватил палочку, он уже неспособен самостоятельно распрямиться, если ее удалить. Свободная верхняя часть одного черешка, который своим основанием уже обхватил колышек, все еще сохраняла способность к движению. Нитяная петля весом в $^1/_8$ грана произвела изгиб в одном черешке; но это раздражение оказалось недостаточным, чтобы вызвать постоянное искривление, хотя петля висела все время. Если повесить гораздо более тяжелую петлю в углу между черешком и стеблем, она не производит ни малейшего действия, между тем у *Clematis montana* угол между черешком и стеблем чувствителен.

Tropaeolum peregrinum. — Первые по времени образования междоузлия у молодого растения не совершали кругового движения и в этом отношении напоминали междоузлия вьющихся растений. У более старого растения четыре верхних междоузлия совершили три неправильных оборота в направлении против солнца, причем каждый длился в среднем 1 час 48 минут. Замечательно, что средняя продолжительность оборота (выведенная, впрочем, лишь из немногих наблюдений) почти одинакова у этого вида и у двух предыдущих, а именно 1 час 47 минут, 1 час 46 минут и 1 час 48 минут. *T. peregrinum* не вьется по спиральной линии, что, повидимому, зависит главным образом от негибкости стебля. У одного молодого растения, не находившегося в круговом движении, листовые черешки не обладали чувствительностью. У более старых растений черешки листьев, как очень молодых, так и достигших одного с четвертью дюйма в диаметре, были чувствительны. Умеренное трение вызвало у одного из них изгиб через 10, у другого — через 20 минут. Они снова распрямились спустя промежуток времени от 5 часов 45 минут до 8 часов. Черешки, естественным образом прихо-

дящие в соприкосновение с колышком, иногда делают два оборота вокруг него. Обхватившп подпорку, они утрачивают гибкость и становятся твердыми. Они менее чувствительны к действию тяжести, чем у предыдущего вида; так, нитяные петли весом в 0,82 грана (53,14 мг) совсем не вызывали искривления; однако петля вдвое большего веса (1,64 грана) оказывала действие.

Tropaeolum elegans. — Я сделал мало наблюдений над этим видом. Короткие и мало гибкие междоузлия совершают неправильные круговые движения, описывая небольшие овальные фигуры. Одно из них было закончено в течение 3 часов. Один молодой листовой черешок слегка изогнулся через 17 минут после того, как его потерли, а потом изгиб еще усилился. Через восемь часов он почти совершенно распрямился.

Tropaeolum tuberosum. — У одного растения в девять дюймов высотою междоузлия совсем не двигались; но у более старого растения они обнаруживали неправильное движение и описывали маленькие несовершенные овалы. Эти движения можно было заметить, только отмечая их на стеклянном колпаке, помещенном над растением. Иногда побеги оставались неподвижными целыми часами; в течение нескольких дней они двигались только в одном направлении по извилистой линии; в другие дни они описывали небольшие неправильные спирали или круги, причем на один из них потребовалось около 4 часов. Крайние точки, до которых доходила вершина побега, отстояли друг от друга приблизительно лишь на один или полтора дюйма; однако это незначительное перемещение приводило черешки в соприкосновение с какими-нибудь из близко окружавших их прутиков, которые затем и обхватывались ими. Вместе с уменьшением способности к самопроизвольному круговому движению уменьшилась, по сравнению с предыдущим видом, и чувствительность листовых черешков. Когда я тер их по нескольку раз, они искривлялись не ранее, как по прошествии получаса; кривизна увеличивалась в течение двух следующих часов, а затем начинала уменьшаться, но медленно, так что иногда черешки распрямлялись лишь спустя 24 часа. У самых молодых листьев черешки были в деятельном состоянии; так, один черешок с пластинкой лишь в 0,15 дюйма в диаметре, т. е. приблизительно в одну двадцатую полной величины, крепко обхватил тоненькую хворостинку. Но случается, что и листья, выросшие на одну четверть полной величины, также оказываются деятельными.

Tropaeolum minus (?). — У разновидности, известной под именем «карликовой малиновой настурции» («dwarf crimson Nasturtium»), междоузлия не совершали круговых движений, но описывали довольно неправильную линию, двигаясь днем к свету и ночью от света. Черешки, даже при сильном трении, не обнаруживали ни малейшей способности к искривлению; точно так же я не мог заметить, чтобы они когда-нибудь обхватили какой-либо соседний предмет. В этом роде мы видели постепенные переходы от такого вида, как *Tropaeolum tricolorum*, у которого черешки крайне чувствительны, а междоузлия обладают быстрым круговым движением и вьются спирально вверх по подпорке, к другим видам, каковы *T. elegans* и *T. tuberosum*, у которых черешки гораздо менее чувствительны, а междоузлия обладают весьма слабою способностью к круговому движению и не могут спирально обвивать подпорку, и, наконец, к этому последнему виду [*T. minus*], который совершенно утратил эти способности или никогда и не приобретал их. Судя

по общему характеру рода, представляется более вероятным, что мы имеем дело с утратой способности.

У описываемого вида, у *Tropaeolum elegans* и, вероятно, у других настурций, как только завязь начинает набухать, цветоножка сама собою круто загибается книзу и становится несколько извитой. Если на пути находится колышек, он до известной степени обхватывается; но, насколько я мог заметить, это обхватывающее движение не зависит от раздражения, причиняемого прикосновением.

Antirrhineae. — В этой группе (по Линдли) Scrophulariaceae [норичниковых], по крайней мере, четыре из заключающихся в ней семи родов имеют виды, лазящие при помощи листьев.

Maurandia Barclayana. — Один тонкий, слегка согнутый побег совершил два оборота по солнцу, в 3 часа 17 минут каждый; накануне тот же побег двигался в обратном направлении. Побеги не вьются спирально, но отлично лазят с помощью своих молодых чувствительных черешков. Если слегка потереть эти последние, то они движутся спустя значительный промежуток времени, а потом снова распрямляются. Нитяная петля весом в $^1/_8$ грана вызывала в них искривление.

Maurandia semperflorens. — Этот обильно растущий вид лазит совершенно так же, как и предыдущий, с помощью своих чувствительных черешков. Одно молодое междоузлие совершило два круговых оборота, в 1 час 46 минут каждый, так что оно двигалось почти вдвое скорее, чем предыдущий вид. Междоузлия нисколько не чувствительны к прикосновению или давлению. Я упоминаю об этом потому, что у одного весьма близкого рода, именно у Lophospermum, они чувствительны. Настоящий вид в одном отношении представляет нечто единственное. Моль утверждает (стр. 45), что «цветоножки, а равно и листовые черешки вьются подобно усикам»; но он относит к усикам такие, например, части, как спиральные цветоножки валлиснерии (Vallisneria). Это замечание, а также то обстоятельство, что цветоножки здесь явственно извилисты, заставили меня тщательно исследовать их. Они никогда не действуют, как настоящие усики; я неоднократно ставил тонкие колышки так, чтобы они соприкасались с молодыми и старыми цветоножками, и заставил девять сильных растений расти сквозь чащу перепутанных ветвей; но не было случая, чтобы цветоножки изогнулись вокруг какого-нибудь предмета. Впрочем, в высшей степени невероятно, чтобы это случилось, потому что цветоножки обыкновенно развиваются на ветвях, которые уже надежно обхватили подпорку при помощи своих листовых черешков; когда же они сидят на свободно свисающей ветви, то образуются не из концевой части междоузлия, которая одна обладает способностью к круговому движению, и, таким образом, только случайно могут притти в соприкосновение с каким-либо соседним предметом. Тем не менее (и это замечательный факт), цветоножки в молодом возрасте обнаруживают слабую способность к круговому движению и слегка чувствительны к прикосновению. Выбрав несколько стеблей, крепко обхвативших колышек своими черешками, и накрыв их стеклянным колпаком, я отметил движение молодых цветоножек. Эти пометки обыкновенно составляли короткую, крайне неправильную линию, образующую по пути небольшие петли. Одна молодая цветоножка в $1^1/_2$ дюйма длиною находилась под тщательным наблюдением в течение целого дня и описала четыре с половиной узких, вертикальных, неправильных и коротких эллипса, употребив на каждый в среднем около 2 часов 25 минут. Соседняя цветоножка в то же

самое время описала подобные же эллипсы, хотя в меньшем числе. Так как растение в течение некоторого времени занимало одно и то же положение, то эти движения нельзя было приписать какой-либо перемене в действии света. Цветоножки, более старые, на которых уже видны окрашенные лепестки, не обнаруживают движения. Что же касается раздражимости, * то, когда я крайне осторожно потер тоненьким прутиком несколько раз две молодые цветоножки (в $1^1/_2$ дюйма длиною),— одну по верхней, другую по нижней стороне, — они через 4—5 часов заметно изогнулись в эти стороны; потом, по прошествии 24 часов, они самостоятельно распрямились. На следующий день они были потерты с противоположных сторон и заметно искривились в эти стороны. У двух других, более молодых цветоножек (длиною в три четверти дюйма) были слегка потерты те стороны, которыми они были обращены друг к другу, и цветоножки так сильно изогнулись одна к другой, что обе дуги образовали почти прямой угол с их первоначальным направлением; это было самое сильное движение, какое я только видел. Впоследствии цветоножки самостоятельно распрямились. Другие цветоножки, настолько молодые, что их длина равнялась лишь трем десятым дюйма, также изогнулись после того, как их потерли. С другой стороны, цветоножки, длиною свыше $1^1/_2$ дюйма, приходилось тереть по два или по три раза, и только тогда они еле заметно изгибались. Подвешивание к цветоножкам нитяных петель не оказывало никакого действия; однако бечевочные петли весом в 0,82 и 1,64 грана иногда вызывали легкое искривление, но они никогда не обхватывались так плотно, как обхватывались листовыми черешками нитяные петли, гораздо более легкие.

Нет сомнения, что ни эти легкие самопроизвольные движения, ни эта слабая чувствительность цветоножек не помогали в лазании тем девяти сильным растениям, которые я наблюдал. Если бы какой-нибудь из представителей Scrophulariaceae обладал усиками, происшедшими путем видоизменения цветоножек, то я предположил бы, что этот вид Maurandia сохранил бесполезный или рудиментарный остаток прежней повадки; но этот взгляд несостоятелен. Мы можем предположить, что по принципу корреляции способность к движению перешла к цветоножкам от молодых междоузлий, а чувствительность — от молодых черешков. Но от какой бы причины ни зависели эти способности, случай представляется интересным, потому что достаточно было бы незначительного усиления этих способностей путем естественного отбора, и цветоножки могли бы принести такую же пользу растению при лазании, какую приносят эти части (они будут описаны дальше) у Vitis [виноградной лозы] или у Cardiospermum.

Rhodochiton volubile. — Длинный гибкий побег, двигаясь по солнцу, описал большой круг в 5 часов 30 минут, а так как день стал теплее, то второй круг был пройден в 4 часа 10 минут. Побеги иногда делают целый спиральный оборот или половину оборота вокруг вертикальной палочки, потом тянутся прямо вверх на некоторое расстояние и, наконец, завиваются спирально в обратном направлении. Черешки очень молодых листьев, достигших приблизительно одной десятой полной величины, весьма чувствительны и загибаются в ту сторону, с которой к ним

* Из интересных наблюдений А. Кернера явствует, что цветоножки у многих растений раздражимы и изгибаются, если их потереть или встряхнуть. «Die Schutzmittel des Pollens», 1873, стр. 34.

прикасаются; но они движутся не быстро. Один заметно искривился спустя 1 час 10 минут после того, как его слегка потерли, и значительно изогнулся через 5 часов 40 минут; некоторые другие слегка искривились по прошествии 5 часов 30 минут, но вполне явственно — через 6 часов 30 минут. Когда на один из черешков была повешена небольшая бечевочная петля, он заметно искривился по прошествии 4 часов 30 минут — 5 часов. Петля из бумажной нитки, весившая одну шестнадцатую грана (4,05 мг), не только вызвала легкий изгиб в одном черешке, но, в конце концов, была так крепко обхвачена, что ее можно было вытащить лишь с некоторым, правда небольшим, усилием. Приходя в соприкосновение с колышком, черешки делают вокруг него полный оборот или половину оборота и, в конце концов, сильно утолщаются. Они не обладают способностью к самопроизвольному круговому движению.

Lophospermum scandens, var. *purpureum*. — Несколько длинных, довольно тонких междоузлий совершили четыре оборота, каждый в среднем в течение 3 часов 15 минут. Путь движения был очень неправилен, а именно — он представлял собою крайне узкий эллипс, большой круг, неправильную спираль или зигзагообразную линию, а по временам верхушка оставалась неподвижной. Молодые черешки, приходя в соприкосновение с колышками при помощи этого кругового движения, обхватывали их и вскоре значительно утолщались. Но они все же не так чувствительны к действию тяжести, как черешки Rhodochiton, потому что нитяные петли, весившие одну восьмую грана, не всегда вызывали у них изгибание.

Это растение представляет пример, которого я не наблюдал ни у какого другого растения-листолаза или у вьющихся растений, * а именно, молодые междоузлия стебля чувствительны к прикосновению. Когда у этого вида черешок обхватывает какую-нибудь палочку, он притягивает к ней основание междоузлия, и тогда оно само изгибается к палочке, которая зажимается, как в щипцах, между стеблем и черешком. После этого междоузлие выпрямляется, за исключением той части, которая настоящим образом соприкасается с палочкой. Чувствительны только молодые междоузлия и притом со всех сторон и по всей длине. Я проделал пятнадцать опытов, заключавшихся в том, что я слегка тер тоненьким прутиком различные междоузлия по два или по три раза; и часа через 2, а в одном случае через 3, все они изогнулись; потом по прошествии приблизительно 4 часов они снова распрямились. Одно междоузлие, которое я потер раз шесть или семь, искривилось едва заметно через 1 час 15 минут; по прошествии 3 часов кривизна сильно увеличилась; междоузлие снова распрямилось в течение следующей ночи. Некоторые междоузлия я тер один день с одной стороны, а другой — с противоположной или с расположенной под прямым углом к первой; и искривление всякий раз было направлено в сторону, которая подвергалась трению.

Пальм сообщает (стр. 63), что черешки *Linaria cirrhosa* и, в ограниченной мере, *L. elatine* обладают способностью обхватывать подпорку.

SOLANACEAE. — *Solanum jasminoides*. — Некоторые виды этого обширного рода — вьющиеся растения, но описываемый вид — настоящий листолаз. Один длинный, почти вертикальный побег, двигаясь против солнца с большою правильностью, совершил четыре обо-

* Я уже упомянул о вьющемся стебле Cuscuta [повилики], который, по словам Г. де Фриза (ibid., стр. 322), чувствителен к прикосновению, подобно усикам.

рота, из которых каждый в среднем длился 3 часа 26 минут. Однако побеги иногда оставались неподвижными. Этот паслен считается растением холодных оранжерей; но когда он содержался там, то черешкам требовалось несколько дней, чтобы обхватить палочку, между тем как в теплице палочка была обхвачена через 7 часов. В холодной оранжерее бечевочная петля весом в $2^1/_2$ грана (163 мг), висевшая в течение нескольких дней на одном черешке, не оказала никакого действия, а в теплице петля, весившая 1,64 грана (106,27 мг), вызвала изгиб в одном черешке, который по удалении петли снова распрямился. Петля, весившая лишь 0,82 грана (53,14 мг), совсем не оказала действия на другой черешок. Мы видели, что у некоторых других растений-листолазов на черешки оказывала действие тяжесть в тринадцать раз меньшая, чем эта. У описываемого вида вполне взрослые листья обладают способностью обхватывать палочку, — факт, которого я не наблюдал ни у какого другого листолаза; но в холодной оранжерее движение было так необычайно медленно, что этот процесс требовал нескольких недель; по истечении каждой недели становилось очевидным, что черешок все более и более искривляется, пока, наконец, он плотно не обхватил палочку.

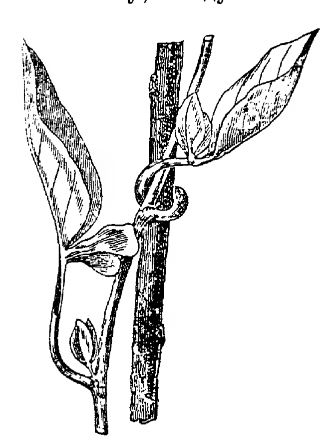


Рис. 3. *Solanum jasminoides*
Один из его черешков обхватил палочку.

Гибкий черешок листа, достигшего половины или одной четверти своего роста, сильно утолщается по прошествии трех или четырех дней после того, как он обхватит какой-нибудь предмет; по истечении же нескольких недель он становится поразительно твердым и негибким, так что его едва можно отделить от подпорки. При сравнении тонкого поперечного разреза через такой черешок с разрезом через другой, взятый от более старого листа, росшего рядом, но не обхватившего подпорки, оказалось, что диаметр первого вдвое больше и что его строение сильно изменилось. При подобном же сравнении двух других черешков, изображенных здесь, увеличение диаметра оказалось не столь значительным. На разрезе черешка, находившегося в обычном состоянии (A), мы видим полулунную полоску клеточной ткани (нехорошо переданную на гравюре), слегка отличающуюся по внешнему виду от ткани, расположенной снаружи от нее, и заключающую в себе три группы темных сосудов, которые лежат очень близко одна от другой; неподалеку от верхней поверхности черешка, под двумя наружными ребрами, находятся две другие маленькие круглые группы сосудов. На разрезе черешка (B), в течение нескольких недель обхватывавшего колышек, эти два наружные ребра сделались гораздо менее выдаю-

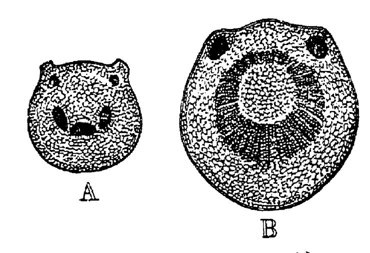


Рис. 4. *Solanum jasminoides*
A. Разрез листового черешка в его обычном состоянии. B. Разрез листового черешка, который в течение нескольких недель обхватывал палочку, как это показано на рис. 3.

щимися, а расположенные под ними две группы одревесневших сосудов сильно увеличились в диаметре. Полулунная полоска превратилась в сплошное кольцо очень твердой белой одревеснелой ткани, пронизанной линиями, радиально расходящимися от центра. Три группы сосудов, которые раньше были раздельны, хотя и расположены близко друг от друга, теперь совершенно слились. Верхняя часть этого кольца одревесневших сосудов, образованная продолжением рогов первоначальной полулунной полоски, у́же, чем нижняя часть, и несколько менее плотна. Этот черешок, обхвативши колышек, стал толще стебля, который дал ему начало, и это зависело, главным образом, от утолщения древесинного кольца. Это последнее как в поперечном, так и в продольном разрезах представляло весьма близкое сходство в строении с древесинным кольцом стебля. С морфологической точки зрения замечателен тот факт, что черешки таким образом могли приобрести строение, почти тождественное со строением оси; а с физиологической точки зрения еще более замечателен тот факт, что такое крупное изменение могло быть вызвано одним только обхватыванием подпорки. *

FUMARIACEAE. — *Fumaria officinalis.* — Никак нельзя было предположить, что такое низенькое растение, как эта Fumaria [дымянка], принадлежит к числу лазящих. Она лазит с помощью главного и боковых черешков своих сложных листьев, и даже сильно сплющенная концевая часть черешка может обхватывать подпорку. Я видел, как однажды был захвачен такой мягкий предмет, как засохшая былинка травы. Черешки, обхватившие какой-нибудь предмет, в конце концов, становятся гораздо толще и более цилиндрическими. Когда я слегка потер прутиком несколько черешков, они заметно изогнулись спустя 1 час 15 минут, а потом опять выпрямились. Палочка, осторожно помещенная в углу между двумя вторичными черешками, возбудила в них движение и была почти обхвачена ими через 9 часов. Петля из нитки, весившая одну восьмую грана, вызвала в промежуток времени между 12 и 20 часами значительное искривление, но она так и не была по-настоящему обхвачена черешком. Молодые междоузлия находятся в постоянном движении, которое значительно по своему протяжению, но очень неправильно: получается зигзагообразная линия, или спираль, ветви которой перекрещиваются друг с другом, или 8-образная фигура. Когда я отметил на стеклянном колпаке путь, пройденный за 12 часов, оказалось, что он изображал приблизительно четыре эллипса. Сами листья тоже обладают произвольным движением, причем главные черешки изгибаются в соответствии с движением междоузлий; таким образом, когда эти последние двигались в одну сторону, черешки двигались туда же, а потом, распрямившись, искривлялись в противоположную сторону. Однако черешки не перемещаются на большое расстояние, как это можно было видеть, когда побег был крепко привязан к колышку. В этом случае путь движения листа был неправильный, подобно пути, пройденному междоузлиями.

* Д-р Максвел Мастерс сообщает мне, что почти во всех черешках, имеющих цилиндрическую форму, каковы, например, черешки щитовидных листьев, древесинные сосуды образуют замкнутое кольцо; полулунные же полоски сосудов встречаются только в черешках, у которых на верхней поверхности находится продольный желобок. Согласно с этим указанием, можно заметить, что утолщенный вследствие обхватывания подпорки черешок Solanum, со своим замкнутым кольцом древесинных сосудов, сделался гораздо более цилиндрическим, чем он был первоначально, когда еще не обхватил подпорки.

Adlumia cirrhosa. — Я вырастил несколько растений поздним летом; они образовали очень красивые листья, но совсем не образовали центрального стебля. Первые по времени появления листья были нечувствительны; некоторые из позднейших — чувствительны, но только на концах, которые вследствие этого могли обхватывать колышки. Это не могло принести никакой пользы данному растению, так как листья у него подымались прямо от земли, но показывало, каким могло бы стать это растение в будущем, если бы выросло достаточно высоким, чтобы лазить. Кончик одного из этих прикорневых листьев в молодом возрасте описал в течение 1 часа 36 минут узкий, незамкнутый на одном конце эллипс длиною ровно в три дюйма; второй эллипс был шире, менее правилен и короче, а именно — лишь $2^1/_2$ дюйма в длину, и был описан в течение 2 часов 2 минут. По аналогии с Fumaria и Corydalis, я нисколько не сомневаюсь, что междоузлия Adlumia обладают способностью к круговому движению.

Corydalis claviculata. — Это растение интересно тем, что оно занимает как раз промежуточное положение между растениями-листолазами и растениями, снабженными усиками, так что его можно было бы описать и в том, и в другом отделе; но, по причинам, которые будут указаны дальше, оно помещено среди растений, снабженных усиками.

Кроме уже описанных растений, *Bignonia unguis* и ее ближайшие сородичи тоже имеют черешки, обхватывающие подпорку, хотя им помогают и усики. По словам Моля (стр. 40), *Cocullus Japonicus* (из сем. Menispermaceae) и один папоротник, *Ophioglossum Japonicum* (стр. 39), лазят с помощью своих листовых черешков.

Мы переходим теперь к маленькому отделу растений, лазящих посредством продолжений средних жилок или кончиков своих листьев.

Liliaceae. — *Gloriosa Plantii.* — Стебель одного полувзрослого растения двигался безостановочно, обыкновенно описывая неправильную спираль, но иногда овальные фигуры, длинные оси которых были направлены в различные стороны. Он двигался или по солнцу или в противоположном направлении, и иногда останавливался, прежде чем повернуть в обратную сторону. Один овал был закончен за 3 часа 40 минут; из двух фигур, имевших форму подковы, одна была закончена за 4 часа 35 минут, а другая за 3 часа. В своих движениях побеги доходили до точек, отстоящих друг от друга на расстоянии от четырех до пяти дюймов. Молодые листья, только что развернувшись, торчат почти вертикально; но вследствие роста оси и самопроизвольного наклонения книзу концевой половины листа они скоро становятся сильно наклонными и, наконец, горизонтальными. Конец листа образует узкий, лентовидный, утолщенный выступ, который сначала торчит почти прямо, но в то время, когда лист приобретает наклонное положение, его конец загибается вниз, образуя настоящий крючок. Этот последний теперь достаточно крепок и неподатлив, чтобы он мог зацепиться за какой-нибудь предмет и, раз зацепившись, удержать на месте растение и остановить круговое движение. Его внутренняя поверхность чувствительна, но далеко не в такой сильной степени, как поверхность многих листовых черешков, описанных выше: так, бечевочная петля весом в 1,64 грана не оказывала никакого действия. Когда крючок зацепится за какую-нибудь тоненькую веточку или даже за какое-нибудь жесткое волокно, то можно видеть, как он через промежуток времени от одного до трех часов немного загибается внутрь, а при благоприятных

условиях он закручивается в кольцо вокруг постороннего предмета и навсегда обхватывает его в течение 8—10 часов. Только что образовавшийся крючок, пока лист еще не наклонился книзу, обладает лишь незначительной чувствительностью. Если он не зацепится за что-либо, то в течение долгого времени остается раздвинутым и чувствительным; в конце концов, кончик сам собою медленно завертывается внутрь и на конце листа образуется плоский спиральный завиток, похожий на пуговицу. У одного листа, подвергавшегося наблюдению, крючок оставался несомкнутым тридцать три дня; но за последнюю неделю кончик так сильно изогнулся внутрь, что сквозь него можно было просунуть лишь очень тоненький прутик. Как только кончик изогнется настолько, что крючок превратится в кольцо, он утрачивает чувствительность; пока же он остается несомкнутым, он до известной степени сохраняет ее.

Пока растение имело лишь около шести дюймов в вышину, листья, числом четыре или пять, были шире, чем те, которые образовались впоследствии; их мягкие и лишь немного утонченные концы были нечувствительны и не образовали крючков; в то же время стебель не совершал кругового движения. В этот ранний период роста растение само может поддерживать себя; его способности к лазанию не нужны, а потому они и не развиваются. С другой стороны, листья на верхушке одного вполне взрослого и цветущего растения, которому не требовалось лезть еще выше, были нечувствительны и не могли обхватить подпорку. Мы видим, таким образом, насколько совершенна экономия природы. [12]

COMMELYNACEAE. — *Flagellaria Indica*. — Судя по сухим экземплярам, очевидно, что это растение лазит совершенно так же, как Gloriosa. У одного молодого растения в 12 дюймов вышиною, имевшего 15 листьев, ни один из них еще не имел выступа в виде крючка или усикообразной нити, а стебель не обнаруживал кругового движения. Следовательно, это растение приобретает способность к движению в более позднем возрасте, чем упомянутая Gloriosa. Как сообщает Моль (стр. 41), Uvularia (Melanthaceae) тоже лазит подобно Gloriosa.

Эти последние три рода — однодольные растения; но есть одно двудольное, именно Nepenthes, которое Моль (стр. 41) относит к растениям, имеющим усики, и д-р Гукер говорил мне, что в Кью большинство видов этого рода отлично лазит. Это достигается тем, что черешок или средняя жилка между листом и «кувшином» обвертывается вокруг подпорки. Закрученная часть утолщается; но я наблюдал в теплице м-ра Вейча, что черешок часто делает изгиб, даже когда он не соприкасается ни с каким предметом, и что эта закрученная часть утолщается подобным же образом. Два молодых сильных экземпляра *Nepenthes laevis* и *N. distillatoria*, находившиеся в моей теплице, не обнаруживали ни малейшей чувствительности в своих листьях и никакой способности к лазанию, пока были менее фута вышиною. Но когда *N. laevis* достиг высоты 16 дюймов, признаки этих способностей обнаружились. Молодые листья, только что образовавшиеся, торчат вертикально, но скоро наклоняются; на этой стадии они оканчиваются ножкой или нитью, но кувшин на ее конце почти совершенно еще не развит. Листья теперь обнаруживали слабое самопроизвольное движение, и когда концевые нити приходили в соприкосновение с палочкой, они медленно загибались вокруг нее и крепко обхватывали ее. Но вследствие дальнейшего роста листа эта нить со временем ослаблялась, хотя попрежнему оставалась крепко обвившейся вокруг палочки. Поэтому можно думать,

что главное назначение этого обвивания, — по крайней мере, пока растение молодо, — поддерживать кувшин, наполненный выделенной жидкостью.

Общее заключение о растениях-листолазах. — Известно восемь семейств, в которых есть растения, цепляющиеся своими листовыми черешками, и четыре семейства, в которых есть растения, лазящие при помощи кончиков своих листьев. У всех видов, которые я наблюдал, за исключением одного, молодые междоузлия находятся в круговом движении, более или менее правильном, а в некоторых случаях настолько же правильном, как у вьющихся растений. Они совершают круговое движение с различной скоростью, в большинстве случаев довольно быстро. Некоторые виды, — впрочем, немногие, — могут взбираться по подпорке, спирально обвивая ее. В отличие от большинства вьющихся растений, здесь замечается в одном и том же побеге сильная наклонность сначала делать обороты в одном направлении, а затем в противоположном. Цель, достигаемая круговым движением, заключается в том, чтобы приводить черешки или концы листьев в соприкосновение с окружающими предметами; без этой помощи растение лазило бы гораздо менее успешно. За редкими исключениями, черешки чувствительны только в молодом возрасте. Они чувствительны со всех сторон, но в различной степени у разных растений; а у некоторых видов Clematis [ломоноса] различные части одного и того же черешка чувствительны в весьма неодинаковой мере. Крючкообразные кончики листьев у Gloriosa чувствительны лишь со стороны внутренней, или нижней, поверхности. Черешки чувствительны к прикосновению и к весьма легкому, но продолжительному давлению, хотя бы нитяной петли, весящей лишь одну шестнадцатую грана (4,05 мг); есть основание предполагать, что довольно толстые и упругие черешки *Clematis flammula* чувствительны даже к гораздо меньшей тяжести, если ее действие распределяется на более обширную поверхность. Черешки всегда изгибаются в ту сторону, которая подвергается прикосновению или надавливанию, с различной скоростью у разных видов: иногда через несколько минут, но обыкновенно спустя более продолжительное время. После временного соприкосновения с каким-либо предметом черешок довольно долго продолжает изгибаться; потом он снова медленно распрямляется и тогда опять может реагировать. Черешок, раздражаемый весьма незначительной тяжестью, иногда немного искривляется, а потом привыкает к раздражителю и уже не изгибается дальше или даже опять распрямляется, хотя тяжесть остается привешенной. Черешки, обхватившие какой-нибудь предмет, хотя бы не надолго, уже не могут снова принять свое первоначальное положение. По прошествии двух или трех дней после того, как черешки обхватили подпорку, они обыкновенно сильно утолщаются либо по всему своему диаметру, либо только с одной стороны; потом они становятся более крепкими и деревянистыми, иногда в поразительной степени, а в некоторых случаях они приобретают внутреннее строение, сходное со строением стебля, или оси.

У Lophospermum молодые междоузлия так же, как и черешки, чувствительны к прикосновению, и предмет обхватывается при помощи совокупного движения тех и других. Цветоножки *Maurandia semperflorens* обладают самопроизвольным движением и чувствительностью к прикосновению, и однако растение не пользуется ими для лазания. Листья, по крайней мере, у двух, а вероятно и у большинства видов

Clematis, Fumaria и Adlumia самопроизвольно загибаются то в одну, то в другую сторону, подобно междоузлиям, и таким образом лучше приспособлены к захватыванию отдаленных предметов. Черешки вполне развитых листьев, а также сходные с усиками нити у молодых экземпляров *Tropaeolum tricolorum*, в конце концов, движутся к стеблю или к поддерживающей его палочке, которые они затем и обхватывают. Эти черешки и нити обнаруживают также наклонность стягиваться в спираль. Концы не уцепившихся за что-либо листьев Gloriosa к старости завертываются в плоскую спираль, или улитку. Эти разнообразные факты интересны в связи с настоящими усиками.

У растений-листолазов, так же как и у вьющихся растений, первые междоузлия, показывающиеся из земли, не обнаруживают самопроизвольного кругового движения, по крайней мере в тех случаях, которые мне пришлось наблюдать; при этом ни черешки, ни концы первых листьев не обладают чувствительностью. У некоторых видов Clematis большие размеры листьев, вместе с их привычкой совершать круговые движения и крайней чувствительностью их черешков, повидимому, делают излишним круговое движение междоузлий, и потому эта последняя способность сильно ослаблена. У некоторых видов Tropaeolum как самопроизвольные движения междоузлий, так и чувствительность черешков сильно ослабели, а у одного вида даже исчезли совершенно.

ГЛАВА III

РАСТЕНИЯ С УСИКАМИ

Природа усиков. — Bignoniaceae, различные виды их и способы их лазания. — Усики, избегающие света и забирающиеся в расщелины. — Развитие липких дисков. — Отличные приспособления для обхватывания различного рода подпорок. — Polemoniaceae. — *Cobaea scandens*, сильно ветвистые и крючковатые усики и способ их действия. — Leguminosae. — Compositae. — Smilaceae. — *Smilax aspera*, ее недеятельные усики. — Fumariaceae. — *Corydalis claviculata*, ее промежуточное положение между листолазами и растениями, лазящими с помощью усиков.

Под усиками я разумею нитевидные органы чувствительные к прикосновению и употребляемые исключительно для лазания. Этим определением исключаются колючки, крючки и корешки, которые тоже употребляются для лазания. Настоящие усики образуются путем видоизменения листьев с их черешками, цветоножек, ветвей* и, быть может, прилистников. Моль, соединяющий под именем усиков различные органы, имеющие одинаковый внешний вид, классифицирует их соответственно их гомологической природе, различая среди них видоизмененные листья, цветоножки и т. д. Такая схема была бы очень хороша, но я убедился, что ботаники отнюдь не единодушны относительно гомологической природы некоторых усиков. Поэтому я опишу растения, снабженные усиками, по естественным семействам, придерживаясь классификации Линдли; при этом в большинстве случаев усики одной и той же природы окажутся вместе. Виды, которые будут описаны далее, принадлежат к десяти семействам и будут описаны в следующем по-

* Так как я никогда не имел случая исследовать усики, происшедшие путем видоизменения ветвей, то я говорил о них с сомнением в этой работе, когда она была издана впервые. Но после того Фриц Мюллер описал («Journal of Linn. Soc.», Т. IX, стр. 344) много поразительных случаев этого рода, встречающихся в южной Бразилии. Говоря о растениях, лазящих с помощью своих ветвей, более или менее видоизмененных, он сообщает, что можно проследить следующие стадии развития: (1) Растения, поддерживающие себя просто при помощи ветвей, распростертых под прямым углом, какова, например, Chiococca. (2) Растения, обхватывающие подпорку своими неизмененными ветвями, как это бывает, например, у Securidaca. (3) Растения, лазящие с помощью концов ветвей, которые имеют вид усиков, как это наблюдается, например, по словам Эндлихера, у Helinus. (4) Растения с ветвями, сильно видоизмененными, которые временно превращаются в усики, но могут опять превратиться в ветви, каковы некоторые мотыльковые растения. (5) Растения с ветвями, образующими настоящие усики и употребляемыми исключительно для лазания, каковы Strychnos и Caulotretus. Даже невидоизмененные ветви сильно утолщаются, обвившись вокруг подпорки. Могу прибавить, что м-р Твэйтс прислал мне с Цейлона один экземпляр какой-то акации, взлезшей по стволу довольно большого дерева при помощи усикообразных, изогнутых или извитых веток, остановившихся в своем росте и усаженных острыми загнутыми назад крючками.

рядке: Bignoniaceae, Polemoniaceae, Leguminosae, Compositae, Smilaceae, Fumariaceae, Cucurbitaceae, Vitaceae, Sapindaceae, Passifloraceae.*

Bignoniaceae. — Это семейство заключает в себе много растений с усиками, несколько вьющихся и несколько видов, лазящих при помощи корней. Усики здесь всегда представляют собою видоизмененные листья. Далее будут описаны девять выбранных наудачу видов Bignonia, чтобы показать, какое разнообразие строения и функций может встречаться в одном и том же роде и какими замечательными способностями обладают некоторые усики. Эти виды, взятые вместе, представляют связующие звенья между растениями вьющимися, лазящими с помощью листьев, снабженными усиками и лазящими при помощи корней.

Bignonia (какой-то вид из Кью, без названия, очень близкий к *B. unguis*, но с меньшими и несколько более широкими листьями). — Один молодой побег срезанного растения совершил три оборота навстречу солнцу, из которых каждый в среднем длился 2 часа 6 минут. Стебель тонкий и гибкий; он обвился вокруг тоненькой вертикальной палочки, взбираясь по ней слева направо с таким же совершенством и с такою же правильностью, как настоящее вьющееся растение. Взбираясь таким образом, эта бигнония совсем не пользуется своими усиками или черешками; но когда растение обвилось вокруг довольно толстой палки и его черешки пришли в соприкосновение с нею, они загнулись вокруг опоры, показывая таким образом, что они до некоторой степени чувствительны. Черешки проявляют также слабую способность к произвольному движению: так, в одном случае они несомненно описывали маленькие неправильные вертикальные эллипсы. Усики, повидимому, произвольно изгибаются в ту же сторону, что и черешки; но по разным причинам у этого вида и у двух следующих было трудно наблюдать движения усиков и черешков. Усики настолько близко сходны во всех отношениях с усиками *B. unguis*, что достаточно дать общее описание их.

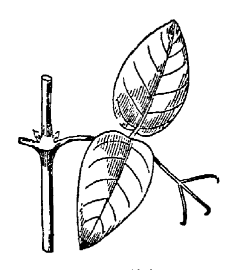


Рис. 5. *Bignonia*
Вид из Кью, видовое название неизвестно.[14]

Bignonia unguis. — Молодые побеги совершают круговые движения, но с меньшею правильностью и быстротой, чем у предыдущего вида. Стебель несовершенным образом обвивается вокруг вертикальной палочки, иногда переменяя свое направление на обратное, точно так же, как это было описано у столь многих листолазов; и это растение, хотя оно имеет усики, до известной степени лазит подобно листолазам.

* Насколько я мог выяснить, история наших знаний об усиках следующая. Мы видели, что Пальм и фон Моль приблизительно одновременно наблюдали замечательное явление самопроизвольного кругового движения у вьющихся растений. Я полагаю, что Пальм (стр. 58) наблюдал также и круговое движение усиков, но не уверен в этом, так как он мало говорит об этом предмете. Дютроше дал полное описание движения усиков у обыкновенного гороха. Моль первый открыл, что усики чувствительны к прикосновению; но вследствие какой-то причины, вероятно, вследствие того, что он наблюдал слишком старые усики, он не знал, насколько они чувствительны, и думал, что необходимо продолжительное давление, чтобы заставить их двигаться. Профессор Аза Грей первый отметил в уже цитированной статье крайнюю чувствительность и быстроту движений усиков некоторых тыквенных растений.

Каждый лист состоит из черешка, на котором сидит пара листочков и который оканчивается усиком, образующимся путем видоизменения трех листочков и имеющим весьма близкое сходство с изображенным на рисунке 5. Но он немного больше: у одного молодого растения его длина равнялась приблизительно половине дюйма. Он имеет курьезное сходство с цевкой и стопой небольшой птицы, у которой срезан задний палец. Прямая цевка, или tarsus, длиннее трех пальцев, которые все имеют одинаковую длину и, расходясь, лежат в одной плоскости. Пальцы заканчиваются острыми жесткими когтями, сильно загнутыми вниз, как и на ноге птицы. Черешок листа чувствителен к прикосновению; даже маленькая нитяная петля, повешенная на него, через два дня вызывала в нем изгиб кверху; но вторичные черешки двух боковых листочков нечувствительны. Весь усик, т. е. цевка и три пальца, также чувствительны к прикосновению, особенно на их нижней поверхности. Когда побег растет посреди тонких ветвей, усики вскоре приходят в соприкосновение с ними вследствие кругового движения междоузлий; и тогда один палец усика или более, обыкновенно все три, сгибаются и по прошествии нескольких часов крепко обхватывают прутики, подобно птице, сидящей на насесте. Когда цевка усика приходит в соприкосновение с прутиком, она также начинает медленно изгибаться, пока вся «нога» не обернется вокруг него; тогда пальцы заходят по ту и по другую сторону цевки и обхватывают ее. Подобным же образом, когда листовой черешок приходит в соприкосновение с прутиком, он загибается вокруг него и тянет за собою и усик, который тогда зацепляется за свой собственный черешок или за черешок противоположного листа. Черешки движутся самопроизвольно, и поэтому, когда стебель делает попытку обвиться вокруг вертикальной палки, находящиеся по обе его стороны черешки со временем приходят в соприкосновение с нею, и это вызывает в них изгиб. В конце концов, два черешка обхватывают палку в противоположных направлениях, и ногообразные усики, уцепившись друг за друга или за свои собственные черешки, прикрепляют стебель к подпорке с поразительной прочностью. Таким образом, усики здесь пускаются в ход тогда, когда стебель вьется вокруг тонкой вертикальной палочки, и в этом отношении *Bignonia unguis* отличается от предыдущего вида. Оба они одинаковым образом пользуются своими усиками, когда пробираются сквозь густой кустарник. Это растение — один из самых искусных лазунов, какие я только наблюдал, и, вероятно, могло бы взобраться по гладкому стеблю, беспрестанно раскачиваемому сильным ветром. Чтобы показать, насколько важны здоровье и крепость растений для действия всех этих частей, я могу упомянуть, что, когда я впервые исследовал один экземпляр *B. unguis*, который рос довольно хорошо, хотя и не очень мощно, я пришел к заключению, что усики действуют лишь наподобие крючков ежевики и что этот вид является самым слабым и неискусным изо всех лазящих растений!

Bignonia Tweedyana. — Этот вид весьма близок к предыдущему и ведет себя одинаково с ним, но, быть может, несколько лучше обвивается вокруг вертикальной подпорки. На одном и том же растении одна ветвь вилась в одном направлении, другая — в противоположном. В одном случае междоузлия описали два круга в течение 2 часов 33 минут каждый. У этого вида я имел возможность наблюдать самопроизвольные движения черешков лучше, чем у двух предыдущих: один черешок описал три маленьких вертикальных эллипса в течение 11 часов, другой двигался по неправильной спирали. Спустя немного времени

после того, как стебель обовьется вокруг вертикальной палочки и надежно прикрепится к ней при помощи своих обхватывающих черешков и усиков, он выпускает из оснований листьев воздушные корни, которые частью загибаются вокруг палки и прикрепляются к ней. Следовательно, этот вид Bignonia соединяет в себе четыре различные способа лазания, обыкновенно свойственные разным растениям, а именно: обвивание, лазание посредством листьев, лазание посредством усиков и лазание посредством корней.

У трех предыдущих видов ногообразный усик, уцепившись за какой-нибудь предмет, продолжает расти и утолщаться и, в конце концов, становится удивительно крепким, так же, как черешки у растений-листолазов. Если же усик не уцепится за какой-либо предмет, то он сначала медленно загибается книзу, а затем его способность обхватывать утрачивается. Вскоре после этого он отчленяется от черешка и отпадает, как лист осенью. Я не наблюдал этого процесса отчленения ни на каких других усиках, потому что эти последние, когда им не удается за что-либо зацепиться, просто засыхают.

Bignonia venusta. — Этот вид значительно отличается от предыдущих своими усиками. Нижняя часть усика, или цевка, вчетверо длиннее, нежели три пальца; последние — равной длины и равномерно раздвинуты, но лежат не в одной плоскости; их кончики образуют тупые крючки, и весь усик представляет собой отличный якорь. Цевка чувствительна со всех сторон, но три пальца обнаруживают чувствительность лишь на своих наружных поверхностях. Чувствительность не очень велика: так, легкое трение прутиком вызывало искривление цевки или пальцев не раньше, как по прошествии часа, да и то лишь в слабой степени. Потом они опять распрямляются. Цевка и пальцы могут хорошо обхватывать колышки. Когда стебель прикрепится, то можно видеть, что усики самопроизвольно описывают большие эллипсы, причем два противоположных усика движутся независимо один от другого. По аналогии с двумя следующими близкими видами я не сомневаюсь, что черешки также движутся самопроизвольно, но они нечувствительны к раздражению, как и у *Bignonia unguis* и *B. Tweedyana.* Молодые междоузлия описывают большие круги; из них один был закончен в течение 2 часов 15 минут, другой—в течение 2 часов 55 минут. При помощи совокупных движений междоузлий, черешков и якореобразных усиков, эти последние вскоре приводятся в соприкосновение с окружающими предметами. Когда побег находится подле вертикальной палки, он правильно обвивается вокруг нее по спиральной линии. Взбираясь, он обхватывает палку одним из своих усиков, и, если она тонка, то поочередно пускаются в ход правые и левые усики. Это чередование зависит от того, что стебель, совершив полный круг, по необходимости должен закрутиться на один оборот вокруг своей оси.

Зацепившись за какой-нибудь предмет, усики спустя немного времени сокращаются в спираль; те же, которые не ухватились за что-либо, просто загибаются медленно книзу. Но вопрос о спиральном сокращении усиков мы обсудим после того, как будут описаны все виды, снабженные усиками.

Bignonia littoralis. — Молодые междоузлия совершают круговые движения, описывая большие эллипсы. Одно междоузлие, с не вполне развитыми усиками, совершило два оборота в течение 3 часов 50 минут каждый; но в более взрослом состоянии и с вполне развитыми усиками, оно же описало два эллипса, каждый в среднем за 2 часа

44 минуты. Этот вид, в отличие от предыдущего, неспособен обвиваться вокруг палочек, что, повидимому, зависит не от недостатка гибкости в междоузлиях и не от действия усиков, а также, несомненно, не от недостаточной способности к круговому движению; объяснить этот факт я не могу. Тем не менее, это растение легко взбирается по тонкой вертикальной палке, обхватывая ее в вышележащей точке своими супротивными усиками, которые затем стягиваются в спираль. Если усики не зацепятся за что-либо, они не сокращаются в спираль. Предыдущий вид взбирался по вертикальной палке, спирально обвивая ее и обхватывая поочередно своими супротивными усиками, подобно матросу, который поднимается по снасти, хватаясь то одной, то другой рукою; настоящий же вид поднимается кверху, подобно матросу, который обхватывает снасть над своей головой обеими руками вместе.

Усики сходны по строению с усиками предыдущего вида. Они продолжают расти в течение некоторого времени, даже после того, как обхватят какой-нибудь предмет. Вполне взрослые усики, хотя бы и у молодого растения, имеют 9 дюймов в длину. Три расходящиеся пальца короче, по сравнению с цевкой, чем у предыдущего вида; они тупые на концах и лишь слегка крючковаты; они не совсем равной длины, а именно — средний несколько длиннее остальных. Их наружная поверхность весьма чувствительна: так, когда они были слегка потерты прутиком, они заметно изогнулись спустя 4 минуты и сильно — через 7 минут. По прошествии 7 часов они снова распрямились и опять были способны реагировать. Цевка на протяжении одного дюйма от пальцев чувствительна, но в несколько меньшей степени, чем пальцы, потому что после легкого трения последние искривились приблизительно вдвое скорее. Даже средняя часть цевки чувствительна к продолжительному прикосновению, если усик достиг зрелости. Когда же он начинает стареть, чувствительность сосредоточивается в пальцах и только они оказываются способными очень медленно обвиваться вокруг палочки. Усик вполне готов к действию, как только три пальца раздвинутся, и в этот период их наружные поверхности впервые становятся раздражимыми. Раздражение мало передается от одной части, — если раздражать ее, — к другой: так, когда палку обхватывала часть усика, находящаяся непосредственно под тремя пальцами, последние редко обхватывали ее и обыкновенно оставались вытянутыми прямо.

Усики совершают самопроизвольно круговые движения. Движение начинается раньше, чем усик путем расхождения пальцев превратится в трехконечный якорь, и ранее, чем какая-либо часть его приобретает чувствительность, так что круговое движение в этот ранний период бесполезно. В это время движение совершается медленно: так, два эллипса были описаны в течение 24 часов 18 минут. Один вполне взрослый усик описал эллипс в 6 часов, так что двигался гораздо медленнее междоузлий. Эллипсы, которые описывались как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях, были больших размеров. Листовые черешки совсем не чувствительны, но производят круговые движения подобно усикам. Таким образом, мы видим, что молодые междоузлия, листовые черешки и усики — все вместе безостановочно совершают круговые движения, но с различной скоростью. Движения усиков, расположенных один против другого, совершенно независимы. Поэтому, когда побег свободно описывает круги, ничего не может быть запутаннее пути, проходимого верхушкой каждого усика. Таким образом, по-

иски предмета, за который можно было бы ухватиться, распространяются на большое пространство, хотя и лишены правильности.

Остается упомянуть еще об одной любопытной подробности. Когда пальцы плотно обхватят палочку, то спустя немного дней их тупые концы превращаются, хотя и не всегда, в неправильные дисковидные вздутия, которые обладают способностью прочно приставать к дереву. Так как подобные клеточные разращения будут подробно описаны в разделе, посвященном *Bignonia capreolata*, то я не буду более говорить о них здесь.

Bignonia aequinoctialis, var. *Chamberlaynii*. — Междоузлия, удлиненные нечувствительные черешки и усики — все совершают круговые движения. Стебель не вьется, но взбирается по вертикальному колышку так же, как и у предыдущего вида. Усики также сходны с усиками предыдущего вида, но короче; три пальца сильнее разнятся длиной, а именно — наружные на одну треть короче и несколько тоньше, чем средний; но в этом отношении они варииpуют. Они оканчиваются маленькими твердыми заострениями и, что важно, не образуют клеточных липких дисков. Уменьшенные размеры двух пальцев и их ослабленная чувствительность, повидимому, указывают на наклонность этих частей к атрофии, а у одного из моих растений усики, образовавшиеся первыми, иногда были простые, т. е. не разделены на три пальца. Таким образом, мы естественно приходим к трем следующим видам, у которых усики не разделены.

Bignonia speciosa. — Молодые побеги совершают круговые движения неправильно, описывая узкие эллипсы, спирали или круги, на которые требуется от 3 часов 30 минут до 4 часов 40 минут; но они не обнаруживают ни малейшей наклонности к завиванию. Пока растение молодо и не требует подпорки, усики не развиваются. У не очень молодого растения они имеют пять дюймов в длину. Они самопроизвольно совершают круговые движения, как и короткие нечувствительные листовые черешки. Если их потереть, они медленно изгибаются в сторону, подвергшуюся трению, а затем опять выпрямляются; но их чувствительность не очень велика. В их поведении есть что-то странное: я неоднократно помещал подле них толстые и тонкие, шероховатые и гладкие колышки и столбики, а также вертикально протянутые бечевки, но ни один из названных предметов не был обхвачен как следует. Обхватив вертикальный колышек, они неоднократно выпускали его опять, а часто совсем отказывались обхватывать его, или их верхушки завертывались вокруг него неплотно. Я наблюдал сотни усиков, принадлежащих различным растениям из Cucurbitaceae, Passifloraceae и Leguminosae, и никогда не видел, чтобы хотя одно из них вело себя подобным образом. Впрочем, когда мое растение достигло высоты восьми или девяти футов, усики стали функционировать гораздо лучше. Теперь они уже обхватывали тонкий вертикальный колышек горизонтально, т. е. в точке, лежащей на одном уровне с ними, а не выше, как у всех предыдущих видов. Тем не менее, это давало возможность невьющемуся стеблю взбираться по колышку.

Конец усика почти прямой и острый. Весь этот концевой участок обнаруживает оригинальную повадку, которая у животного была бы названа инстинктом; а именно — он беспрестанно ищет какую-нибудь маленькую щель или дырочку, в которую он мог бы забраться. У меня было два молодых растения; заметив у них эту повадку, я поместил подле них столбы, проточенные жуками или растрескавшиеся вслед-

ствие высыхания. Усики при помощи собственного движения или движения междоузлий медленно передвигались по поверхности дерева, и когда их верхушка доходила до дырочки или трещины, то всовывалась в нее; чтобы достигнуть этого, конец усика, длиною в половину или четверть дюйма, часто должен был изогнуться под прямым углом к основной части. Я наблюдал этот процесс от двадцати до тридцати раз. Один и тот же усик часто вылезал назад из одной дырочки и просовывал свой кончик в другую. Я видел также, как у одного усика кончик оставался в маленькой дырочке — один раз в течение 20 часов, другой раз — 36 часов, и затем снова вылезал оттуда. Пока конец усика таким образом временно остается вставленным неподвижно, противоположный усик продолжает совершать круговые движения.

Часто усик по всей своей длине плотно прижимается к деревянной поверхности, с которой он приходит в соприкосновение; я видел, как один усик изогнулся под прямым углом вследствие того, что проник в широкую и глубокую щель, а его вершина еще раз изогнулась и проникла в маленькую дырочку сбоку. Обхватив палочку, усик стягивается в спираль; если же он останется неприкрепленным, то свисает прямо вниз. Если он, не обхватив никакой подпорки, просто прильнет к неровностям толстого столба или просунет свою верхушку в какую-нибудь маленькую трещину, то и этого раздражения оказывается достаточно, чтобы вызвать спиральное сокращение, но это последнее всегда отрывает усик от столба. Таким образом, эти движения, которые кажутся столь отлично приспособленными к какой-то цели, во всех случаях были бесполезны. Впрочем, в одном случае верхушка навсегда осталась защемленной в узкой щели. По аналогии с *Bignonia capreolata* и *B. littoralis*, я ожидал, что кончики усиков будут превращаться в липкие диски, но мне ни разу не удалось открыть ни следа подобного процесса. Таким образом, в настоящее время есть что-то непонятное в повадках этого растения.[15]

Bignonia picta. — Этот вид очень похож на предыдущий по строению и движениям усиков. Между прочим, я наблюдал также красивый экземпляр родственного вида *B. Lindleyi*, и он, повидимому, во всех отношениях вел себя точно так же.

Bignonia capreolata. — Теперь мы перейдем к виду, имеющему усики иного типа; но сначала остановимся на междоузлиях. Один молодой побег совершил три больших оборота по солнцу, каждый в среднем за 2 часа 23 минуты. Стебли тонки и гибки, и я видел, как один из них проделал четыре правильных спиральных оборота вокруг тонкой вертикальной палки, подымаясь по направлению от правой руки к левой, следовательно, в обратном направлении по сравнению с ранее описанными видами. Потом, вследствие вмешательства усиков, он начал взбираться по палке то прямо вверх, то по неправильной спирали. Усики в некоторых отношениях весьма замечательны. У одного молодого растения они были около $2^1/_2$ дюймов длиною и сильно ветвисты, причем пять главных ветвей, повидимому, представляли собой две пары боковых листочков и один концевой. Однако каждая ветка двураздельна или, чаще, трехраздельна к концу, причем кончики тупы, но все же явственно загнуты крючком. Усик изгибается в любую сторону, с которой его слегка потрут, и потом снова расправляется; но нитяная петля весом в $^1/_4$ грана не производила никакого действия. В двух случаях концевые веточки слегка искривились по прошествии 10 минут после того, как прикоснулись к палочке, а через 30 минут совершенно завернулись

вокруг нее. Основная часть менее чувствительна. Усики совершали круговые движения, как казалось, капризным образом: иногда очень медленно или даже совсем не описывали кругов, иногда же описывали большие правильные эллипсы. В листовых черешках мне не удалось обнаружить самопроизвольного движения.

В то время, как усики совершают более или менее правильные круговые обороты, происходит еще и другое замечательное движение, а именно — легкое наклонение от света к темной стороне помещения. Я неоднократно изменял положение моих растений, и спустя немного времени после прекращения кругового движения усики, образовывавшиеся один за другим, всегда, в конце концов, обращались своими верхушками к наиболее темной стороне. Когда я поместил подле одного усика, между ним и светом, толстый столб, то усик повернулся к нему своим концом. В двух случаях пара листьев расположилась так, что один из двух усиков был направлен к свету, а другой — к темной стороне дома; этот второй усик оставался недвижимым, а противолежащий усик сначала загнулся вверх, а затем перегнулся прямо над своим партнером, так что оба расположились параллельно, один над другим, и оба оказались обращенными к темной стороне; тогда я повернул растение на половину круга, и перегнувшийся усик вернулся к первоначальному положению, а противолежащий ему, который раньше оставался неподвижным, теперь перегнулся к темной стороне. Наконец, на другом растении, три побега одновременно образовали три пары усиков, которые все оказались обращенными в разные стороны: я поместил горшок с растением в ящик, открытый только с одной стороны и наискось обращенный к свету; через два дня все шесть усиков безошибочно были направлены своими концами в самый темный угол ящика, хотя, чтобы достигнуть этого, все они должны были изогнуться по-разному. Шесть флюгеров не могли бы более верно указать направление ветра, чем эти разветвленные усики — направление потока света, проникавшего в ящик. Я оставил эти усики в покое более чем на 24 часа и затем повернул горшок на половину круга; но к этому времени они уже утратили способность к движению и были не в состоянии более избегать света.

Если усику не удастся обхватить подпорку при помощи ли собственного кругового движения или движения побега, или путем поворачивания к предмету, закрывающему свет, то он загибается вертикально книзу, а затем к собственному стеблю, который и обхватывает вместе с подпоркой, если таковая имеется. Этим оказывается некоторое небольшое содействие прикреплению стебля. Если усик не ухватится за какой-либо предмет, он не стягивается в спираль, но вскоре увядает и отваливается. Если же он ухватится за что-нибудь, то все его веточки спирально сокращаются.

Я указал, что усик, придя в соприкосновение с палочкой, загибается вокруг нее приблизительно в полчаса; но я неоднократно наблюдал, как и у *Bignonia speciosa* и у ее сородичей, что он часто снова отпускал подпорку, причем это обхватывание и отпускание одной и той же палочки иногда повторялись три или четыре раза. Зная, что усики избегали света, я подставил им стеклянную трубочку, зачерненную внутри, и хорошо зачерненную цинковую пластинку: ветви обертывались вокруг трубочки и круто огибали края цинковой пластинки; но вскоре они отклонялись назад от этих предметов с каким-то отвращением, — я только так и могу назвать это, — и выпрямлялись.

Затем я поместил подле пары усиков столбик с очень морщинистой корой; они дважды прикасались к нему на час или на два и дважды удалялись от него; наконец, один из загнутых крючком концов завернулся вокруг крайне маленького выступа на коре и плотно обхватил его, и тогда другие ветки распростерлись по поверхности столбика, аккуратно следуя каждой ее неровности. Потом я поместил подле этого растения столбик, без коры, но сильно растрескавшийся, и кончики усиков прекраснейшим образом залезли во все трещины. К моему удивлению, я заметил, что кончики незрелых усиков, веточки которых еще не вполне отделились одна от другой, тоже залезали, наподобие корешков, в самые маленькие трещинки. Спустя два или три дня после того, как концы усиков залезли таким образом в щели или их загнутые крючком кончики обхватили маленькие неровности, начинался заключительный процесс, который и предстоит описать теперь.

Я открыл этот процесс, оставив случайно клочок шерсти подле усика, и это побудило меня помещать подле усиков палки, неплотно обвязанные некоторым количеством льна, мха и шерсти. Шерсть должна быть некрашеная, потому что эти усики крайне чувствительны к некоторым ядам. Крючковатые кончики вскоре зацеплялись за волокна, даже за свободно развевающиеся, и в этом случае они уже не отклонялись назад; напротив, под влиянием раздражения, крючки пронизывали волокнистую массу и закручивались внутрь, так что каждый крючок крепко обхватывал одно или два волокна или целый маленький пучок их. Тогда кончики и внутренние поверхности крючков начинали вздуваться и спустя два или три дня заметно увеличивались в размерах. Еще немного дней спустя крючки превращались в беловатые, неправильные шарики, диаметром несколько более $^1/_{20}$ дюйма (1,27 мм), состоявшие из грубой клеточной ткани, которая иногда совершенно облекала и скрывала самые крючки. Поверхности этих шаров выделяют какое-то липкое смолистое вещество, к которому пристают волокна льна и т. п. Когда волокно прикрепится к поверхности, клеточная ткань не растет прямо под ним, но образует выросты, тесно прилегающие к обеим его сторонам, так что, когда захватывалось несколько волокон, лежащих одно подле другого, хотя бы и очень тонких, то между ними вырастало столько же гребней клеточного вещества, каждый толщиною менее человеческого волоса; эти гребни, изгибаясь сводом в ту и другую сторону, прочно прикреплялись друг к другу. Так как вся поверхность шара продолжает расти, то к нему пристают новые волокна, которые тоже потом обрастаются, так что я видел небольшой шарик, пронизанный под различными углами пятьюдесятью или шестьюдесятью волокнами льна, которые все были погружены в него более или менее глубоко. В этом процессе можно было проследить всевозможные переходы: некоторые волокна просто прилипали к поверхности, другие лежали в более или менее глубоких бороздках, проникая в глубину клеточного шара или даже проходя через самый его центр. Вросшие внутрь волокна так плотно защемляются, что их нельзя вытащить. Разрастающаяся ткань имеет такую сильную наклонность к соединению, что два шара, образованные двумя отдельными усиками, иногда соединяются и срастаются в один.

Один раз, когда усик завернулся вокруг палочки толщиною в один дюйм, на нем образовался липкий диск; но обыкновенно этого не случается, если палочки или столбы гладкие. Однако, когда кон-

чик усика зацепится за какой нибудь маленький выступ, другие ветки образуют диски, в особенности, когда они найдут трещины, в которые могут залезть. Усики оказались не в состоянии прикрепиться к кирпичной стене.

Из того факта, что волокна прилипают к дискам или шарам, я заключаю, что последние выделяют какое-то смолистое клейкое вещество; еще более убеждает меня в этом то, что такие волокна снова отстают при погружении в серный эфир. Эта жидкость удаляет также те маленькие бурые блестящие точки, которые обыкновенно можно видеть на поверхности более старых дисков. Если крючковатые концы усиков ни до чего не дотронутся, то, насколько я мог заметить, диски совсем не образуются; * но достаточно их соприкосновения с каким-нибудь предметом в течение не очень большого времени, чтобы вызвать образование дисков. Я видел восемь дисков, образовавшихся на одном усике. Когда они разовьются, усики стягиваются в спираль и становятся деревянистыми и очень крепкими. В таком состоянии один усик выдержал груз почти в семь унций и, повидимому, выдержал бы еще значительно бо́льшую тяжесть, если бы не разорвались льняные волокна, к которым были прикреплены диски.

Из приведенных выше фактов мы можем заключить, что хотя усики этой бигнонии и могут прикрепляться иногда к гладким цилиндрическим палочкам и часто к морщинистой коре, однако они специально приспособлены к лазанию по деревьям, одетым лишайниками, мхами или другими подобными образованиями; и, действительно, профессор Аза Грей сообщает мне, что в областях Северной Америки, где растет этот вид бигнонии, на лесных деревьях в изобилии встречается *Polypodium incanum*. Наконец, я должен отметить тот весьма оригинальный факт, что лист превратился здесь в разветвленный орган, который избегает света и который своими концами может наподобие корешков забираться в трещины или обхватывать малейшие выступы, причем эти концы образуют затем клеточные разращения, выделяющие липкий цемент и обхватывающие тогда в процессе своего непрерывного роста даже самые тонкие волокна.

Eccremocarpus scaber (Bignoniaceae). — Хотя эти растения довольно хорошо росли у меня в холодной оранжерее, однако они не обнаруживали никаких самопроизвольных движений в своих побегах или усиках; но когда я перенес их в теплицу, то молодые междоузлия стали совершать круговые движения, причем продолжительность оборота колебалась между 3 часами 15 минутами и 1 часом 13 минутами. Один большой круг был пройден с этой последней, необычайно большой, скоростью; но обыкновенно круги или эллипсы были небольшие, и иногда направление движения было совершенно неправильным. Одно междоузлие, совершив несколько оборотов, иногда оставалось неподвижным в течение 12 или 18 часов, а затем снова начинало совершать круговые движения. Подобные резко выраженные перерывы в движении междоузлий я едва ли наблюдал у какого-либо другого растения.

* Фриц Мюллер сообщает (ibid., стр. 348), что в южной Бразилии трехраздельные усики Haplolophium (одного из Bignoniaceae) заканчиваются гладкими блестящими дисками, даже если они не придут в соприкосновение ни с каким предметом. Однако, прикрепившись к какому-нибудь предмету, эти диски иногда значительно увеличиваются в размерах.

Листья несут по четыре листочка, которые в свою очередь подразделяются и заканчиваются сильно разветвленными усиками. Главный черешок листа в молодости обладает самопроизвольным движением и описывает почти тот же самый неправильный путь и приблизительно с такою же скоростью, как и междоузлия. Наиболее заметно движение от стебля и к стеблю, и я видел, как хорда одного изогнутого черешка, составлявшая со стеблем угол в 59°, через час уже образовала угол в 106°. Два противоположных черешка движутся не вместе: иногда один приподнимается настолько, что прикладывается к самому стеблю, а другой тем временем находится почти в горизонтальном положении. Основная часть черешка движется меньше, чем концевая (дистальная). Усики не только перемещаются вследствие движения листовых черешков и междоузлий, но обладают и самостоятельным движением, причем противолежащие усики иногда движутся в противоположных направлениях. Вследствие этой комбинации движений молодых междоузлий, черешков и усиков поиски подпорки распространяются на значительное пространство.

У молодых растений усики имеют около трех дюймов в длину; они несут две боковых и две концевых ветви; каждая ветвь дважды раздваивается, оканчиваясь тупыми двойными крючками, у которых оба кончика направлены в одну и ту же сторону. Все эти ветви чувствительны со всех сторон и после легкого трения или соприкосновения с палочкой загибаются минут через 10. Одна из них, изогнувшись через 10 минут после легкого трения, продолжала изгибаться в течение 3—4 часов и снова распрямилась спустя 8 или 9 часов. Усики, не уцепившиеся за что-либо, в конце концов стягиваются в неправильную спираль; то же происходит с ними, только гораздо быстрее, и в том случае, когда они обхватят подпорку. В обоих случаях несущий листочки главный черешок, сначала прямой и направленный несколько кверху, передвигается вниз, причем средняя часть круто изгибается под прямым углом; но это яснее видно у *Eccremocarpus miniatus*, чем у *E. scaber*. У этого рода усики в некоторых отношениях действуют подобно усикам *Bignonia capreolata*; но они не избегают света, и их крючковатые кончики не разрастаются в клеточные диски. Когда усики приходят в соприкосновение с умеренно толстой цилиндрической палочкой или с морщинистой корой, то можно видеть, как различные веточки медленно поднимаются, переменяют положение и снова приходят в соприкосновение с поверхностью подпорки. Эти движения имеют целью привести в соприкосновение с деревом находящиеся на конце веток двойные крючки, которые естественно бывают обращены во все стороны. Я проследил, как один усик, половина которого изогнулась под прямым углом около острого ребра четырехугольного столба, аккуратно привел все крючки в соприкосновение с обеими поверхностями подпорки. Это явление наводило на мысль, что хотя весь усик и нечувствителен к свету, но его кончики чувствительны, и что они загибаются и закручиваются по направлению к темной поверхности. В конце концов, ветки очень аккуратно прилаживаются ко всем неправильностям самой шероховатой коры, напоминая своими неправильными изгибами реку с ее притоками, как ее изображают на карте. Но когда усик обвивается вокруг довольно толстой палки, то последующее спиральное сокращение обыкновенно стаскивает его с места и нарушает это аккуратное расположение. То же происходит, но не в такой резко выраженной форме, и тогда, когда усик распрости-

рается по большой, почти плоской поверхности шероховатой коры. Отсюда мы можем заключить, что эти усики не в совершенстве приспособлены к тому, чтобы цепляться за довольно толстые палки или за неровную кору. Если поместить подле усика тоненькую палочку или прутик, то концевые веточки вполне обвивают их и затем обхватывают или свои собственные нижние ветки или главный стебель. Таким путем палка обхватывается крепко, но не изящно. К чему усики действительно приспособлены, так это, повидимому, к таким предметам, как тонкие стебли некоторых злаков или длинные гибкие щетинки щетки, или тонкие жесткие листья, в роде листьев Asparagus; все эти предметы они обхватывают замечательно хорошо. Это зависит от того, что концы веток в непосредственной близости от маленьких крючков крайне чувствительны к прикосновению тончайших предметов, которые они затем обвивают и плотно обхватывают. Когда подле усика была помещена, например, небольшая щетка, то кончики каждой вторичной ветки обхватили одну, две или три щетинки, а затем, вследствие спирального сокращения нескольких веток, все эти маленькие пучочки тесно придвинулись друг к другу, так что тридцать или сорок щетинок были стянуты в один пучок, представлявший отличную подпорку.

Polemoniaceae. — *Cobaea scandens*. — По своему строению это растение — превосходный лазун. Усик у одного красивого растения был в одиннадцать дюймов длиною, причем черешок, несущий две пары листочков, имел всего лишь два с половиною дюйма в длину. Усики совершают круговые движения быстрее и сильнее, чем у всех других растений, снабженных усиками, какие я наблюдал, за исключением одного вида Passiflora. Три больших, почти круговых оборота, направленных против солнца, были проделаны в 1 час 15 минут каждый, а два других круга — в 1 час 20 минут и 1 час 23 минуты. Иногда усик передвигается в сильно наклонном положении, иногда же — почти в вертикальном. Нижняя его часть движется мало, а черешок листа совсем неподвижен; междоузлия тоже не совершают круговых движений, так что здесь движется только один усик. С другой стороны, у большинства видов Bignonia и у Eccremocarpus как междоузлия, так и усики и черешки — все проделывают круговые движения. Длинный, прямой, к концу заостряющийся главный ствол усика у этого вида Cobaea несет чередующиеся ветви, а каждая ветвь в свою очередь несколько раз подразделяется, причем тончайшие веточки бывают не толще очень тонкой щетинки и крайне гибки, так что развеваются при всяком дуновении ветерка; и, однако, они крепки и крайне эластичны. Каждая ветка немного сплющена на конце и оканчивается маленьким двойным (иногда, впрочем, и одиночным) крючком, состоящим из твердого, просвечивающего деревянистого вещества и острым, как самая тонкая иголка. На одном усике, имевшем одиннадцать дюймов в длину, я насчитал девяносто четыре таких отлично устроенных маленьких крючка. Они исправно цепляются за мягкое дерево, за перчатку и за кожу голой руки. За исключением этих затверделых крючков и основной части центрального ствола, каждая часть каждой веточки крайне чувствительна со всех сторон к самому легкому прикосновению и спустя немного минут изгибается в ту сторону, где произошло прикосновение. При легком трении различных вторичных веток с противоположных сторон весь усик быстро принимал необычайно искривленную форму. Эти движения вследствие прикосновения не мешают обыч-

ному круговому движению. Ветви, сильно изогнувшиеся вследствие прикосновения, распрямляются быстрее, чем у всех почти других усиков, какие я видел, а именно через полчаса или через час. Когда усик ухватился за какой-нибудь предмет, спиральное сокращение тоже начинается спустя необычайно короткий промежуток времени, а именно — приблизительно через двенадцать часов.

Пока усик не достиг зрелости, концевые веточки остаются соединенными, и крючки плотно загнуты внутрь. В этот период ни одна часть не чувствительна к прикосновению; но как только ветки разойдутся и крючки расправятся, усик приобретает полную чувствительность. Замечательно то, что незрелые усики совершают круговые движения с полною скоростью раньше, чем становятся чувствительными, но без всякой пользы, так как в этом состоянии они не могут за что-либо уцепиться. Это отсутствие, — хотя и кратковременное, — полного взаимного приспособления между строением и функциями лазящего растения — редкое явление. Усик, готовый к действию, бывает направлен вместе с поддерживающим его листовым черешком вертикально вверх. Листочки, сидящие на черешке, очень малы в этот период, и верхушка растущего стебля загнута в одну сторону, так что находится не на пути совершающего круговые движения усика, который описывает большие круги прямо над собой. Следовательно, усики совершают круговые движения в таком положении, которое хорошо приспособлено к захватыванию предметов, расположенных над ними; этим растению обеспечивается возможность взбираться вверх. Если не удастся ухватиться ни за какой посторонний предмет, то лист вместе со своим усиком загибается вниз и, в конце концов, принимает горизонтальное положение. Таким образом, остается свободное пространство для следующего по порядку, более молодого усика, благодаря чему он может принять вертикальное положение и свободно совершать круговые движения. Как только старый усик загнется книзу, он утрачивает всякую способность к движению и, сокращаясь в спираль, образует перепутанную массу. Хотя усики совершают круговые движения с необычайной скоростью, зато движение длится лишь короткое время. У одного растения, помещенного в теплицу и хорошо росшего, усик описывал круги не долее 36 часов, считая с того времени, когда он впервые сделался чувствительным; но за это время он проделал, вероятно, не менее 27 оборотов.

Когда описывающий круги усик наткнется на палку, его ветви быстро загибаются вокруг нее и обхватывают ее. Маленькие крючки в этом случае играют важную роль, так как они не дают ветвям отцепляться под влиянием быстрого кругового движения, пока они еще не успели надежно обхватить подпорку. Это в особенности относится к тому случаю, когда ветка обхватывает подпорку лишь своим концом. Как только усик загнется вокруг гладкой палочки или толстого шероховатого столба или придет в соприкосновение с выструганным деревом (а он может на время прикрепиться даже и к такой гладкой поверхности), то можно заметить такие же своеобразные движения, какие были описаны у *Bignonia capreolata* и у Eccremocarpus. Ветви несколько раз приподнимаются и опускаются; те из них, крючки которых уже направлены книзу, остаются в этом положении и прикрепляют усик, между тем как другие повертываются во все стороны, пока им не удастся расположиться сообразно со всеми неправильностями поверхности и привести свои крючки в соприкосновение с деревом. Польза

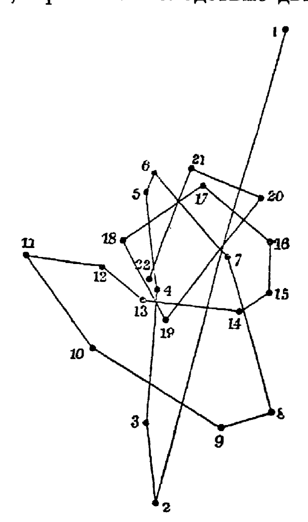
крючков хорошо обнаруживалась в тех случаях, когда усикам, в качестве объектов для обхватывания, подставлялись стеклянные трубочки и полоски: хотя усики временно и обхватывали их, но потом неизменно отпускали или во время перераспределения веточек, или под конец, когда наступало спиральное сокращение.

Совершенство, с каким располагались ветки, переползая, подобно корешкам, через каждую неровность поверхности и забираясь в каждую глубокую расщелину, представляло красивое зрелище; описываемым видом это проделывается, быть может, успешнее, чем каким-либо другим. Во всяком случае, здесь этот процесс более заметен, так как верхние поверхности главного стержня, а равно и каждой ветви вплоть до концевых крючков угловаты и зелены, между тем как нижние поверхности округлы и окрашены в пурпуровый цвет. Я пришел к заключению, как и в предыдущих случаях, что ветви усиков при этих движениях направлялись туда, откуда они получали меньше света. Чтобы доказать это, я проделал много опытов с белым и черным картоном и со стеклянными трубочками, но по разным причинам потерпел неудачу; и все же опыты подтвердили мое предположение. Так как усик представляет собою лист, рассеченный на многочисленные сегменты, то нет ничего удивительного в том, что все эти сегменты обращают свои верхние поверхности к свету, когда усик зацепился и перестал описывать круги. Но это не объясняет всего движения, потому что в действительности сегменты не только поворачиваются вокруг своей оси таким образом, что их верхние стороны обращаются к свету, но и загибаются или искривляются к темной стороне.

Когда Cobaea растет на открытом воздухе, ветер должен помогать крайне гибким усикам цепляться за подпорку; я заметил, что достаточно было простого дуновения, чтобы заставить крайние веточки ухватиться крючками за прутик, которого они не могли достать при помощи кругового движения. Можно было бы подумать, что усик, прицепившийся таким образом кончиком одной ветки, не сможет хорошо ухватиться за свою подпорку. Но я неоднократно наблюдал случаи вроде следующего: один усик уцепился за тонкую палочку посредством крючков одной из двух концевых веток; хотя верхушка таким образом удерживала его, он все еще пытался описывать круги, наклоняясь во все стороны, и при помощи этого движения другая концевая ветка вскоре поймала палочку. Тогда первая ветка выпустила эту последнюю и, расположив должным образом свои крючки, снова ухватилась за нее. Спустя некоторое время, под влиянием непрекращавшегося движения усика, зацепились крючки третьей ветки. При том положении, в котором тогда находился усик, ни одна из других его ветвей никак не могла коснуться палочки. Но вскоре верхняя часть главного ствола начала стягиваться в открытую спираль. Вследствие этого она притянула к палочке побег, на котором сидел усик; а так как этот последний безостановочно пытался совершать круговое движение, то и четвертая ветка пришла в соприкосновение с подпоркой. Наконец, под влиянием спирального сокращения, распространявшегося вниз по главному стволу и ветвям, все они, друг за другом, в конце концов пришли в соприкосновение с палочкой. Тогда они обвились вокруг нее и переплелись между собой, так что весь усик сплелся в один узел, которого нельзя было распутать. Усики, вначале совершенно гибкие, обхватив подпорку, становятся со временем менее

гибкими и более крепкими, чем они были раньше. Таким образом растение прекрасно прикрепляется к подпорке.

Leguminosae. — *Pisum sativum.* — Обыкновенному гороху была посвящена ценная работа Дютроше,* который открыл, что междоузлие и усики, совершая круговые движения, описывают эллипсы. Обыкновенно эти эллипсы очень узки, но иногда приближаются к кругам. Я несколько раз наблюдал, как их длинная ось медленно изменяла свое направление, что имеет важное значение, так как усик при этом проходит более обширное пространство. Вследствие этой перемены направления, а равно и вследствие движения стебля к свету,



Сторона комнаты с окном

Рис. 6.

Диаграмма, показывающая движение верхнего междоузлия у обыкновенного гороха; путь отмечался на полушаровидном стеклянном колпаке и затем был перенесен на бумагу; половина натуральной величины (1 августа).

№	ч. м.		№	ч. м.		№	ч. м.	
1 . . .	8 46	до полудня	9 . . .	1 55	пополудни	16 . . .	5 25	пополудни
2 . . .	10 0	»	10 . . .	2 25	»	17 . . .	5 50	»
3 . . .	11 0	»	11 . . .	3 0	»	18 . . .	6 25	»
4 . . .	11 37	»	12 . . .	3 30	»	19 . . .	7 0	»
5 . . .	12 7	пополудни	13 . . .	3 48	»	20 . . .	7 45	»
6 . . .	12 30	»	14 . . .	4 40	»	21 . . .	8 30	»
7 . . .	1 0	»	15 . . .	5 5	»	22 . . .	9 15	»
8 . . .	1 30	»						

эти следующие друг за другом неправильные эллипсы обыкновенно образуют неправильную спираль. Я счел не лишним приложить чертеж пути, пройденного верхним междоузлием одного молодого растения от 8 часов 40 минут утра до 9 часов 15 минут вечера (движение усика было оставлено без внимания). Путь был отмечен на полушаровидном стеклянном колпаке, помещенном над растением; точки с цифрами показывают часы наблюдения; каждая точка соединена с другой прямой линией. Нет сомнения, что все эти линии были бы криволинейными, если бы путь наблюдался через гораздо более ко-

* «Comptes Rendus», tome XVII, 1843, p. 989.

роткие промежутки времени. Конец черешка, от которого отходил молодой усик, отстоял на 2 дюйма от колпака, так что, если бы к нему можно было прикрепить кисточку в два дюйма длиною, она начертила бы приложенную здесь фигуру на нижней поверхности стекла; но не должно забывать, что эта фигура уменьшена наполовину. Если не принимать во внимание первого большого размаха по направлению к свету от цифры 1 к цифре 2, то конец черешка прошел пространство с поперечником в 4 дюйма в одном направлении и в 3 дюйма—в другом. Так как вполне взрослый усик значительно больше двух дюймов в длину и так как сам усик также изгибается и совершает круговые движения в согласии с междоузлием, то проходимое пространство бывает значительно больше, чем представлено здесь в уменьшенном масштабе. Дютроше наблюдал, как один эллипс был закончен в течение 1 часа 20 минут, а я видел эллипс, описанный в течение 1 часа 30 минут. Направление движения непостоянно: то по солнцу, то против солнца.

Дютроше утверждает, что листовые черешки, равно как и молодые междоузлия и усики, самостоятельно совершают круговые движения. Но он не говорит, укреплял ли он неподвижно междоузлия; когда же я делал это, мне ни разу не удалось обнаружить никакого движения в черешках, исключая перемещения к свету и от света.

С другой стороны, если неподвижно прикрепить междоузлия и черешки, усики описывают неправильные спирали или правильные эллипсы, совершенно подобные тем, которые описывают междоузлия. Один молодой усик, длиною всего лишь в $1^1/_8$ дюйма, уже находился в круговом движении. Дютроше показал, что когда растение помещено в комнате так, что свет проникает сбоку, то междоузлия гораздо быстрее перемещаются к свету, чем от него; с другой стороны, он утверждает, что самый усик движется от света к темной стороне комнаты. При всем уважении к этому великому наблюдателю, я думаю, что он ошибся вследствие того, что не закрепил неподвижно междоузлия. Я взял одно молодое растение с весьма чувствительными усиками и привязал черешок таким образом, чтобы только один усик мог двигаться: этот последний описал полный эллипс в течение 1 часа 30 минут; тогда я несколько повернул растение, но это нисколько не изменило направления следующего по порядку эллипса. На следующий день я внимательно наблюдал за одним растением, которое было закреплено подобным же образом, пока усик (весьма чувствительный) не описал эллипса по линии, направленной как раз к свету и от света; движение было настолько большим, что на обеих конечных точках своего эллиптического пути усик наклонялся немного ниже горизонтальной поверхности и таким образом прошел более 180 градусов; но изгибы как к свету, так и к темной стороне комнаты были одинаковы. Я думаю, что Дютроше впал в ошибку вследствие того, что не закрепил неподвижно междоузлия и наблюдал растение, у которого междоузлия и усики уже не изгибались в соответствии друг с другом, в виду различия возрастов.

Дютроше не произвел наблюдений относительно чувствительности усиков. Когда они молоды и имеют приблизительно один дюйм в длину, и когда листочки на черешке еще не вполне развернулись, усики в высшей степени чувствительны: достаточно одного легкого прикосновения прутиком к их нижней вогнутой поверхности близ кончика, чтобы быстро вызвать у них изгибы; такое же действие производила иногда и нитяная петля весом в одну седьмую грана (9,25 мг). Верхняя

выпуклая поверхность почти или совсем нечувствительна. Изогнувшись от прикосновения, усики снова выпрямляются по прошествии приблизительно двух часов и тогда опять готовы к действию. Когда они начинают стареть, концы двух или трех пар их веточек становятся крючковатыми, и тогда кажется, что они образуют отличное орудие, при помощи которого усик может цепляться; но это не так, потому что в этом периоде веточки обыкновенно совершенно утрачивают свою чувствительность, и если их зацепить за прутики, то на некоторые из них это совсем не оказывает влияния, а другим требуется от 18 до 24 часов, чтобы обхватить их; тем не менее эти усики в состоянии утилизировать последние следы раздражимости благодаря тому, что их концы изогнуты крючком. В конце концов, боковые ветки, но не средний, или главный, стержень, сокращаются в спирали.

Lathyrus aphaca. — Это растение лишено листьев, которые существуют у него лишь в очень молодом возрасте, но потом замещаются усиками, а роль листьев исполняют большие прилистники. Поэтому можно было бы ожидать, что усики будут высокоорганизованными, но это не так. Они умеренно длинны, тонки и не ветвисты, концы их слегка изогнуты. В молодом возрасте они чувствительны со всех сторон, но главным образом с вогнутой стороны кончика. Они не обладают способностью к круговому движению, но вначале загибаются кверху под углом приблизительно в 45°, потом перемещаются в горизонтальное положение и, наконец, загибаются книзу. С другой стороны, молодые междоузлия совершают круговые движения, описывая эллипсы, и увлекают за собой усики. Два эллипса были закончены почти в 5 часов каждый; их длинные оси всякий раз были направлены приблизительно под углом в 45° к оси эллипса, описанного ими ранее.

Lathyrus grandiflorus. — Растения, которые я наблюдал, были молоды и росли, хотя и не сильно, но все же настолько хорошо, мне думается, что на мои наблюдения можно положиться. Если это так, то мы имеем здесь редкий случай, когда ни междоузлия, ни усики не обладают круговым движением. У сильных экземпляров усики имеют более 4 дюймов в длину и часто дважды подразделяются на три ветки; кончики загнуты и чувствительны на своих вогнутых сторонах; нижняя часть центрального стержня почти совсем нечувствительна. Поэтому это растение, повидимому, лазит просто таким образом, что его усики вследствие роста стебля, или, — что еще более действительно, — под влиянием ветра, приводятся в соприкосновение с окружающими предметами, которые они обхватывают. Могу прибавить, что у *Vicia sativa* круговые движения совершают усики или междоузлия, или те и другие.

COMPOSITAE. — *Mutisia clematis.* — Громадное семейство сложноцветных, как известно, заключает в себе очень мало лазящих растений. В таблице, приведенной в первой главе, мы видели, что *Mikania scandens* вьется регулярным образом, и Ф. Мюллер сообщает мне, что в южной Бразилии встречается другой вид, который лазит посредством листьев. *Mutisia*, насколько мне известно, единственный род в этом семействе, который имеет усики; в связи с этим представляет интерес тот факт, что, хотя они значительно менее видоизменены, по сравнению со своим первичным листовидным состоянием, чем большинство других усиков, однако обнаруживают все обычные характер-

ные движения, как произвольные, так и такие, которые вызываются прикосновением.

Длинный лист несет семь или восемь очередных листочков и оканчивается усиком, который у одного растения, достигшего значительных размеров, имел 5 дюймов в длину. Усик обыкновенно состоит из трех веточек, которые, хотя они и очень удлинены, очевидно, представляют собою черешки и средние жилки трех листочков, потому что весьма похожи на те же части у обыкновенного листа: они прямоугольны на верхней поверхности, снабжены желобком и имеют по краям зеленую кайму. Кроме того, эти зеленые каемки усиков у молодых растений иногда расширяются в узкую пластинку, или отгиб. Каждая ветка немножко загнута книзу и слегка крючковата на конце.

Одно молодое междоузлие, насколько можно судить по трем оборотам, совершало полный оборот в среднем за 1 час 38 минут; оно описывало эллипсы, длинные оси которых были направлены под прямым углом друг к другу; однако это растение, повидимому, не может виться. Как листовые черешки, так и усики находятся в постоянном движении. Но их движение более медленное и гораздо менее правильно-эллиптическое, чем у междоузлий. На них, повидимому, оказывает сильное действие свет, потому что весь лист обыкновенно опускается вниз ночью и приподнимается днем;[16] днем он, кроме того, перемещается по извилистой линии к западу. Кончик усика весьма чувствителен на нижней поверхности, так что один усик, до которого я едва дотронулся прутиком, заметно искривился за три минуты, а другой — за пять минут; верхняя поверхность совсем нечувствительна; бока обладают умеренною чувствительностью, так что две ветви, которые были потерты с внутренней стороны, сошлись и скрестились одна с другой. Черешок листа и нижние части усика на середине между верхним листочком и нижней веточкой не чувствительны. Один усик, свернувшийся под влиянием прикосновения, снова распрямился по прошествии приблизительно 6 часов и снова был готов реагировать; но другой усик, который был потерт настолько грубо, что свернулся в улитку [плоскую спираль], вполне распрямился лишь спустя 13 часов. Усики сохраняют свою чувствительность до необычайно позднего возраста; так, один усик, сидевший на листе, над которым уже находилось пять или шесть вполне развитых листьев, еще продолжал действовать. Если усик не ухватится за что-либо, то, спустя значительный промежуток времени, кончики веток слегка загибаются внутрь; если же он обхватит какой-нибудь предмет, то весь стягивается в спираль.

Smilaceae. — *Smilax aspera*, var. *maculata*. — Огюстен Сент Илер* держится того взгляда, что усики, попарно отходящие от листового черешка, представляют собой видоизмененные боковые листочки; но Моль (стр. 41) относит их к видоизмененным прилистникам (*stipulae*). Эти усики имеют от $1^1/_2$ до $1^3/_4$ дюйма длины, тонки и на концах слегка загнуты и заострены. Они немного расходятся друг от друга и вначале торчат почти вертикально. Если их слегка потереть с какой-либо стороны, они медленно загибаются в эту сторону, а потом снова распрямляются. Задняя, или выпуклая, сторона при соприкосновении с палочкой едва заметно изогнулась по прошествии 1 часа 20 минут, но вполне окружила ее лишь спустя 48 часов; вогнутая же сторона другого усика значительно изогнулась по прошествии 2 часов, а через

* «Leçons de botanique», etc., 1841, p. 170.

5 часов обхватила палочку. По мере того, как пары усиков стареют, они все более и более расходятся один от другого и оба медленно загибаются назад и вниз, так что спустя известное время они выступают из-за стебля со стороны, противоположной той, от которой они отходят. В это время они еще сохраняют свою чувствительность и могут обхватить подпорку, помещенную *позади* стебля. Благодаря этой способности, растение может взбираться по тонкой вертикальной палочке. В конце концов, если два усика, принадлежащие одному и тому же черешку, не придут в соприкосновение ни с каким предметом, то они свободно перекрещиваются друг с другом позади стебля, как это изображено в пункте B на рис. 7. Это движение усиков к стеблю и вокруг него до известной степени определяется их стремлением избегать света; когда растение было поставлено таким образом, что один из двух усиков был вынужден во время этого медленного движения перемещаться по направлению к свету, а другой от света, то последний, как я неоднократно наблюдал, всегда двигался быстрее, чем первый. Эти усики никогда не сокращаются в спираль. Их шансы найти подпорку зависят от роста растения, от ветра и от их собственного медленного движения назад и книзу, которое, как мы только что видели, до известной степени направляется уклонением от света; ни междоузлия, ни усики совсем не обнаруживают собственного кругового движения. Это последнее обстоятельство, а также медленность движений усиков после прикосновения (несмотря на то, что они необыкновенно долго сохраняют чувствительность), простота их строения и малая длина заставляют признать это растение менее совершенным лазуном, чем какой-либо другой из снабженных усиками видов, которые я наблюдал. Пока растение молодо и имеет лишь несколько дюймов в вышину, оно совсем не производит усиков; и если принять во внимание, что оно достигает в высоту лишь около восьми футов, что стебель имеет зигзагообразную форму и усажен, как и черешки, колючками, то представляется удивительным, что оно снабжено усиками, хотя бы и в более или менее недеятельном состоянии. Невольно приходит на мысль, что растение могло бы лазить при помощи одних только колючек, подобно нашим ежевикам. Но так как, однако, оно принадлежит к роду, некоторые виды которого снабжены гораздо более длинными усиками, то можно предположить, что оно обладает этими органами единственно вследствие происхождения от предков, более высоко организованных в этом отношении.

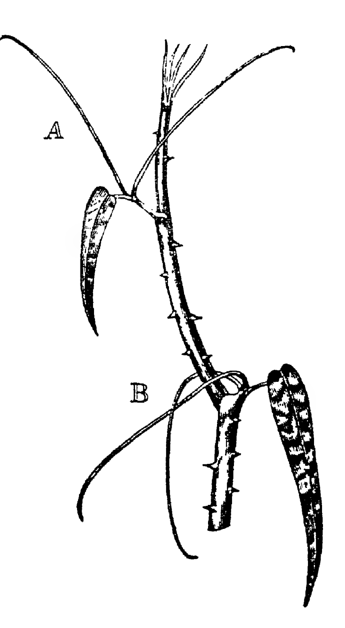


Рис. 7. *Smilax aspera*

Fumariaceae. — *Corydalis claviculata.* — По словам Моля (стр. 43), концы ветвистого стебля, равно как и листья, превращены у этого растения в усики. У всех экземпляров, которые я исследовал, усики имели определенно листовой характер, да и мало вероятно, чтобы

одно и то же растение производило усики, сильно различающиеся по своей гомологической природе. Тем не менее, на основании этого указания Моля, я отнес рассматриваемый вид к растениям, лазящим при помощи усиков; если же основываться при классификации исключительно на листовом характере его усиков, то возникло бы сомнение, не следует ли поместить его среди листолазов, вместе с его родственниками Fumaria и Adlumia. Значительное большинство так называемых усиков этого растения еще несут листочки, хотя и необычайно уменьшенные в размерах; но некоторые из них могут быть названы настоящими усиками, потому что они совершенно лишены пластинок или отгибов. Следовательно, мы видим здесь растение, действительно находящееся в переходном состоянии от листолазов к растениям, лазящим с помощью усиков. Пока растение еще молодо, концы только у наружных листьев, — а когда вырастет, то и у всех листьев, — превращаются в более или менее совершенные усики. Я исследовал экземпляры из одной только местности, а именно — из Гемпшира, и нет ничего невероятного в том, что у растений, растущих в различных условиях, листья могут быть превращены в настоящие усики в несколько большей или меньшей степени.

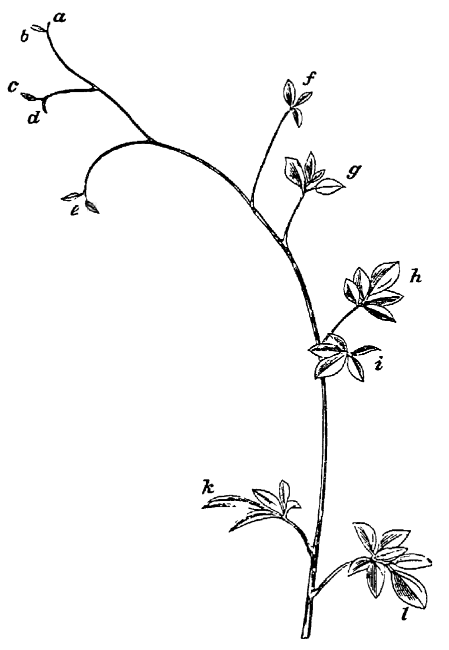


Рис. 8. *Corydalis claviculata*
Лист-усик в естественную величину.

У совершенно молодого растения первые по времени образования листья не подвергаются никаким видоизменениям; но у листьев, образующихся вслед за тем, концевые листочки бывают уменьшены в размерах, и вскоре все листья приобретают строение, изображенное на прилагаемом рисунке. Этот лист нес девять листочков, из которых нижние были сильно подразделены. Концевой участок черешка, длиною около $1^1/_2$ дюйма (над листочком *f*) более тонок и удлинен, чем нижняя часть, и его можно рассматривать как усик. Листочки, которые несет эта часть, сильно уменьшены в размерах: они имеют в среднем около одной десятой дюйма в длину и очень узки; один небольшой листочек имел одну двенадцатую дюйма в длину и одну семьдесятпятую дюйма в ширину (2,116 мм и 0,339 мм), так что был почти микроскопически мал. Все эти редуцированные листочки имеют ветвящиеся жилки и оканчиваются маленькими колючками, подобными тем, которыми снабжены вполне развитые листочки. Здесь можно проследить все переходы, которые в конце концов приводят к веточкам (как *a* и *d* на рисунке), не имеющим ни следа пластинки или отгиба. Иногда в таком состоянии находятся все концевые веточки черешка, и тогда мы имеем настоящий усик.

Концевые веточки черешка, несущие сильно упрощенные листочки (*a*, *b*, *c*, *d*), весьма чувствительны, потому что нитяная петля, весом всего лишь в одну шестнадцатую грана (4,05 мг) вызывала в них сильный изгиб менее, чем в 4 часа. После удаления петли черешки распрямлялись в течение приблизительно такого же времени. Черешок (*e*) был значительно менее чувствителен, и у другого экземпляра, у которого на соответствующем черешке сидели значительно более крупные листочки, нитяная петля, весившая одну восьмую грана, вызвала изгиб лишь по прошествии 18 часов. Нитяные петли весом в одну четверть грана, висевшие на нижних черешках (от *f* до *l*) в течение нескольких дней, не оказали никакого действия. Однако три черешка *f*, *g* и *h* были не вполне нечувствительны, потому что, когда их оставили на день или на два в соприкосновении с колышком, то они слегка загнулись вокруг него. Таким образом, чувствительность черешка постепенно уменьшается по направлению от усикообразной верхушки к основанию. Междоузлия стебля совершенно нечувствительны, и это обстоятельство делает еще более удивительным, чтобы не сказать невероятным, утверждение Моля, что они иногда превращаются в усики.

Весь лист, пока он молод и чувствителен, торчит почти вертикально кверху, что, как мы видели, наблюдается у многих усиков. Он находится в непрерывном движении, и один лист, который я наблюдал, описывал, употребляя в среднем около двух часов на каждый оборот, большие, хотя неправильные, эллипсы, которые иногда были узки, иногда широки и у которых длинные оси были направлены к различным точкам окружности. Молодые междоузлия совершали круговые движения подобным же образом, описывая неправильные эллипсы или спирали, так что с помощью этих комбинированных движений растение производило на большом пространстве свои поиски подпорки. Если концевому утонченному участку черешка не удается ухватиться за какой-либо предмет, то он в конце концов загибается книзу и внутрь и вскоре утрачивает всякую раздражимость и способность к движению. Это загибание вниз значительно отличается по своей природе от того, которое наблюдается на концах молодых листьев у многих видов Clematis, потому что эти последние тогда только и приобретают полную чувствительность, когда загнуты таким образом книзу или крючком.

Dicentra thalictrifolia. — У этого растения, родственного предыдущему, концевые листочки претерпевают полный метаморфоз и превращаются в совершенные усики. Пока растение молодо, усики похожи на видоизмененные ветви, и один выдающийся ботаник полагал, что их природа именно такова; но, как меня уверяет доктор Гукер, при взгляде на взрослое растение не может быть и сомнения в том, что они представляют собой видоизмененные листья. Усики, достигшие полной величины, имеют более пяти дюймов в длину; они дважды, трижды или даже четыре раза раздваиваются, концы веток крючковатые и тупые. Все веточки усиков чувствительны со всех сторон, но базальный участок главного стержня чувствителен лишь в незначительной степени. Концевые веточки после легкого трения прутиком изгибались через промежуток времени от 30 до 42 минут и потом распрямлялись в течение от 10 до 20 часов. Нитяная петля весом в одну восьмую грана вызывала явственный изгиб в более тонких веточках, а в некоторых случаях такое же действие оказывала петля весом в одну шестнадцатую грана; однако этой последней тяжести оказывалось недостаточно, чтобы вызвать постоянный изгиб, даже когда она оставалась подве-

шенной. Весь лист со своим усиком, равно как и молодые верхние междоузлия, совершает энергичные и быстрые, хотя и неправильные, круговые движения, и таким образом обегает обширное пространство. Фигура, начерченная на стеклянном колпаке, представляла собою или неправильную спираль или зигзагообразную линию. Наиболее приближалась к эллипсу одна фигура, в виде удлиненной цифры восемь, не вполне замкнутой с одного конца, она была описана в течение 1 часа 53 минут. Другой побег за 6 часов 17 минут описал сложную фигуру, видимо, представлявшую собой три с половиною эллипса. Когда нижняя часть черешка, несущая листочки, была надежно укреплена, усик сам по себе описывал подобные же, но гораздо меньшие фигуры.

Этот вид хорошо лазит. Усики, обхватившие колышек, становятся толще и менее гибкими, но тупые крючки не загибаются при этом и не прилаживаются к поверхности подпорки, как это проделывают с таким совершенством некоторые Bignoniaceae и Cobaea. У молодых растений, вышиною в два или три фута, усики вдвое короче тех, которые несет то же самое растение в более взрослом состоянии, и не сокращаются спирально, когда обхватят подпорку, но лишь становятся слегка волнистыми. Напротив, усики, достигшие полных размеров, сокращаются в спираль, за исключением толстого базального участка. Усики, не ухватившиеся за что-либо, просто загибаются вниз и внутрь, подобно тому, как это бывает с концами листьев у *Corydalis claviculata*. Но во всех этих случаях листовой черешок, спустя некоторое время, круто загибается книзу под углом, подобно черешкам Eccremocarpus.

ГЛАВА IV

РАСТЕНИЯ С УСИКАМИ

(Продолжение)

Cucurbitaceae. — Гомологическая природа усиков. — *Echinocystis lobata*, замечательные движения усиков с целью зацепиться за концевой побег. — Усики, не раздражающиеся от прикосновения других усиков и капель воды.— Волнообразное движение конца усика.— Hanburya, липкие диски.— Vitaceae. — Постепенные переходы между цветоножками и усиками у виноградной лозы. — Усики дикого винограда поворачиваются от света и после прикосновения образуют липкие диски. — Sapindaceae. — Passifloraceae. — *Passiflora gracilis*.— Быстрое круговое движение и чувствительность усиков.— Нечувствительность к прикосновению других усиков или капель воды. — Спиральное сокращение усиков. — Общее заключение о природе и деятельности усиков.

Cucurbitaceae. — Усики растений, относящихся к этому семейству, рассматривались компетентными судьями, как видоизмененные листья, прилистники или ветви, или же частью как лист и частью как ветвь. Де Кандоль полагает, что усики имеют различную гомологическую природу в двух отделах этого семейства.* Основываясь на недавно установленных фактах, м-р Беркли думает, что наиболее правдоподобным является взгляд Пайера, а именно, что усик представляет собою «отдельный участок самого листа»; но [17] многое можно сказать в пользу и того мнения, что он является видоизмененной цветоножкой.**

Echinocystis lobata. — Я сделал много наблюдений над этим растением (выращенным из семени, присланного мне проф. Аза Греем), потому что в этом случае я впервые наблюдал самопроизвольные круговые движения междоузлий и усиков, которые привели меня в большое затруднение. Теперь мои наблюдения могут быть изложены в значительно сокращенном виде. Я наблюдал тридцать пять круговых оборотов междоузлий и усиков; при наименьшей скорости движения оборот длился два часа, а в среднем — 1 час 40 минут, причем колебания в скорости были незначительны. Иногда я привязывал междоузлия, так что двигались одни усики; в других случаях я отрезал усики, пока они были

* Я очень обязан проф. Оливеру за сообщение по этому вопросу. В «Bulletin de la Société botanique de France», 1857 г., содержатся многочисленные рассуждения о природе усиков в этом семействе.

** «Gardeners' Chronicle», 1864, p. 721. Основываясь на близком родстве Cucurbitaceae с Passifloraceae, можно было бы заключить, что усики у первых суть видоизмененные цветоножки, как это несомненно доказано для страстоцветов. Мистер Р. Голланд (Hardwicke's «Science-Gossip», 1865, p. 105) сообщает: «Несколько лет тому назад в моем собственном саду рос огурец, у которого одна из бородавочек на плоде разрослась в длинный извитой усик».

еще очень молоды, так что междоузлия совершали круговые движения сами по себе; но это не оказывало влияния на скорость. Обыкновенно движение совершалось по солнцу, но нередко — и в противоположном направлении. Иногда движение на короткое время или останавливалось или шло в обратную сторону, и это, повидимому, зависело от вмешательства света, как, например, в тех случаях, когда я помещал растение подле самого окна. Один раз старый усик, почти уже переставший совершать круговые движения, двигался в одном направлении, между тем как другой, расположенный над ним, молодой усик — в противоположную сторону. Из междоузлий совершают круговые движения только два самых верхних, а когда нижнее стареет, только верхняя его часть продолжает двигаться. Эллипсы или круги, описываемые верхушками междоузлий, имеют около трех дюймов в диаметре, те же, которые описываются кончиками усиков, имеют в диаметре от 15 до 16 дюймов. Во время кругового движения междоузлия последовательно изгибаются ко всем точкам окружности; в течение одной части своего пути они часто наклоняются вместе с усиками под углом около 45° к горизонту, а на протяжении другой части торчат вертикально кверху. Во внешнем виде междоузлий, совершающих круговые движения, было нечто такое, что постоянно производило обманчивое впечатление, будто их движение вызывалось тяжестью длинного и самопроизвольно описывающего круги усика; но когда последний отрезали острыми ножницами, вершина побега приподнималась лишь немного и продолжала совершать круговые движения. Это обманчивое впечатление зависит, очевидно, от того, что междоузлия и усики изгибаются и движутся в гармоническом согласии.

Совершающий круговые движения усик, который во время большей части своего пути был наклонен к горизонту под углом около 45° (а в одном случае — лишь 37°), делался напряженным и выпрямлялся от верхушки до основания во время известной части своего пути, принимая таким образом почти или вполне вертикальное положение. Я неоднократно наблюдал это явление, которое происходило как в том случае, когда поддерживающие междоузлия были свободны, так и тогда, когда они были привязаны; однако оно, быть может, было более явственно в этом последнем случае или когда весь побег оказывался сильно наклоненным. Усик образует очень острый угол с выступающей над ним верхушкой стебля или побега, и упомянутое напряжение усика всегда наступало в тех случаях, когда он приближался к побегу и должен был перебраться через него в своем круговом движении. Если бы он не обладал этой любопытной способностью и не применял ее, он неизменно натыкался бы на верхушку побега и останавливался. Как только усик со своими тремя веточками начинает затвердевать описанным выше образом и переходить из наклоненного в вертикальное положение, круговое движение становится более быстрым; а как только усику удастся перебраться через верхушку побега, т. е. через самый трудный пункт, его перемещение, совпадая с движением под влиянием его собственного веса, часто заставляет его так быстро приходить в прежнее наклонное положение, что можно видеть, как его вершина перемещается, подобно минутной стрелке гигантских часов.

Усики тонки, имеют от 7 до 9 дюймов в длину и снабжены парой коротких боковых веточек, отходящих неподалеку от основания. Верхушка слегка и постоянно загнута, так что в известной степени действует, как крючок. Вогнутая сторона верхушки весьма чувстви-

тельна к прикосновению; выпуклая сторона менее чувствительна, что, по исследованиям Моля (стр. 65), наблюдается и у других видов этого семейства. Я неоднократно убеждался в этом различии, когда слегка тер четыре или пять раз выпуклую сторону одного усика и лишь один или два раза вогнутую сторону другого усика: при этом только последний закручивался внутрь. По прошествии нескольких часов, когда усики, которые я тер с вогнутой стороны, снова распрямлялись, я тер их в обратном порядке, и всегда получал тот же самый результат. После прикосновения к вогнутой стороне, кончик явственно искривлялся спустя одну или две минуты, а если прикосновение было довольно грубо, то он после того свертывался в плоскую спираль. Но эта спираль по прошествии известного времени снова распрямляется, и усик опять становится способным функционировать. Петля из тоненькой нитки, весившая лишь одну шестнадцатую грана, вызывала временный изгиб. Нижняя часть усика несколько раз была подвергнута довольно грубому трению, но это не вызвало никакого искривления; однако эта часть чувствительна к продолжительному давлению, потому что, когда она пришла в соприкосновение с палочкой, то медленно обвилась вокруг нее.

Одно из моих растений было с двумя побегами, отходившими по близости один от другого, и усики неоднократно перекрещивались между собою; но замечательно, что они ни разу не ухватились друг за друга. Казалось, будто они свыклись с прикосновением этого рода, потому что надавливание, которое получалось при этом, должно было быть гораздо значительнее того, которое вызывала петля из мягкой нитки, весившей лишь одну шестнадцатую грана. Впрочем, я видел, как несколько усиков *Bryonia dioica* переплелись между собой, но потом они снова отцепились друг от друга. У Echinocystis усики привычны также к каплям воды или дождя: искусственный дождь, устроенный посредством сильного взмахивания над ними мокрой щеткой, не производил ни малейшего действия.[18]

Искривление конца усика, после прикосновения к нему, не останавливает его кругового движения. Когда одна из боковых веточек крепко обхватит какой-нибудь предмет, средняя ветка продолжает совершать круговые движения. Если нагнуть стебель книзу и закрепить в таком положении, чтобы усик свешивался вниз, но мог свободно двигаться, то его прежнее круговое движение почти или совершенно останавливается; но вскоре он начинает загибаться кверху, и, как только достигнет горизонтального положения, круговое движение возобновляется. Я четыре раза проделал этот опыт; обыкновенно усик приподнимался до горизонтального положения через час или полтора; но один раз, когда усик висел под углом в 45° ниже горизонтали, это поднятие заняло два часа; спустя еще полчаса усик поднялся на 23° над горизонталью и тогда снова начал совершать круговые движения. Это движение кверху не зависит от действия света, потому что оно в двух случаях происходило в темноте, а третий раз свет падал только с одной стороны. Движение, без сомнения, определяется противодействием силе тяжести, как это бывает, например, при выхождении почечек (plumulae) из прорастающих семян.

Усик недолго сохраняет способность к круговому движению, а когда она утрачивается, он загибается книзу и спирально сокращается. После прекращения кругового движения верхушка еще сохраняет на короткое время свою чувствительность к прикосновению, но это может принести растению лишь ничтожную пользу или совсем никакой.

Хотя усик весьма гибок и хотя верхушка при благоприятных обстоятельствах перемещается со скоростью приблизительно одного дюйма в две с четвертью минуты, однако его чувствительность к прикосновению настолько велика, что он почти всегда ухватывается за тонкую палочку, помещенную на его пути. Следующий случай очень удивил меня: я помещал тонкую гладкую цилиндрическую палочку (этот опыт был повторен семь раз) на таком расстоянии от усика, чтобы его конец мог закрутиться вокруг нее лишь наполовину или на три четверти; но я постоянно находил, что кончик успевал в течение немногих часов обвиться дважды или даже трижды вокруг палочки. Я думал сначала, что это зависело от быстрого роста нанаружной стороне; но, нанося краской точки и производя измерения, я убедился, что за это время не происходило заметного прироста в длину. Когда я поместил подобным же образом палочку, плоскую с одной стороны, то конец усика оказался не в состоянии обогнуть плоскую поверхность, но свернулся в плоскую спираль, которая, повернувшись на бок, легла плашмя на эту маленькую плоскую деревянную поверхность. Один раз, вследствие такого завертывания в спираль, на плоскую поверхность был перетянут участок усика в три четверти дюйма длиной. Но этим способом усик прикрепляется весьма ненадежно и обыкновенно со временем соскальзывает. Один только раз спираль впоследствии развернулась, и тогда конец усика обогнул палочку и обхватил ее. Образование спирали на плоской стороне палочки, повидимому, показывает нам, что постоянное стремление кончика плотно завернуться внутрь служит источником силы, которая заставляет усик обвиваться вокруг гладкой цилиндрической палочки. В этом последнем случае я несколько раз наблюдал в лупу, что в то время, как усик медленно и совершенно незаметно подвигался вперед, вся его поверхность неплотно соприкасалась с палочкой, и я могу объяснить это продвигание вперед только предположивши, что движение слегка волнообразно или червеобразно и что верхушка попеременно слегка выпрямляется, а потом снова заворачивается внутрь. Таким образом, она тянется вперед при помощи незаметного медленного переменного движения, которое можно сравнить с движением сильного человека, повисшего на концах пальцев на горизонтальной жерди и постепенно продвигающего вперед свои пальцы до тех пор, пока он не схватит жердь ладонью руки. Как бы то ни было, несомненно, что усик, обхвативший круглую палочку самым кончиком, в состоянии продвигаться вперед до тех пор, пока не обернется два или даже три раза вокруг палочки и прочно не обхватит ее.

Hanburya Mexicana. — Молодые междоузлия и усики этого аномального представителя семейства [тыквенных растений] совершают круговые движения таким же образом и приблизительно с такой же скоростью, как и у Echinocystis. Стебель не вьется, но может взбираться по вертикальным колышкам с помощью усиков. Вогнутый конец усика очень чувствителен; он быстро свернулся в кольцо после первого же прикосновения и снова распрямился через 50 минут. Когда усик находится в состоянии полной деятельности, он торчит вертикально вверх, причем выступающая над ним верхушка молодого стебля бывает немного отклонена в сторону, так что не загораживает ему дороги; но от внутренней стороны усика, неподалеку от его основания, отходит короткая, упругая веточка, которая торчит под прямым углом, подобно шпоре, и концевая половина которой слегка наклонена вниз. Поэтому во время кругового движения главной вертикальной веточки эта шпора, по свое-

му положению и упругости, не может перебраться через вершину побега таким же любопытным способом, каким этого достигают три веточки усика у Echinocystis, а именно—при помощи увеличения напряжения в надлежащей точке пути. Вследствие этого шпора прижимается сбоку к молодому стеблю на протяжении одной части кругового пути, и таким образом размах нижней части главной ветви значительно сокращается. При этом здесь обнаруживается весьма интересный случай взаимного приспособления: у всех других усиков, которые я наблюдал, различные веточки становятся чувствительными в один и тот же период; если бы то же было и у описываемой *Hanburya*, то направленная внутрь шпорообразная веточка, прижимаясь во время кругового движения к выступающему концу побега, неминуемо обхватила бы его, что было бы бесполезно или даже вредно. Но главная веточка усика, описав в течение некоторого времени несколько кругов в вертикальном положении, самопроизвольно наклоняется вниз и при этом приподнимает шпорообразную веточку, которая сама тоже загибается кверху; таким образом, при помощи этой комбинации движений, она поднимается над выступающим концом побега и теперь может свободно двигаться, не касаясь его; только теперь она впервые приобретает чувствительность.

Концы обеих веточек, приходя в соприкосновение с колышком, обхватывают его, подобно любому обыкновенному усику. Но в течение немногих дней их нижняя поверхность вздувается и разрастается в клеточную пластинку, которая плотно прикладывается и прочно прилипает к дереву. Эта пластинка аналогична липким дискам, образующимся на концах усиков у некоторых видов *Bignonia* и *Ampelopsis*; но у *Hanburya* эта пластинка развивается на внутренней поверхности концевой части, иногда на протяжении $1^3/_4$ дюйма в длину, а не на самом кончике. Пластинка белого цвета, между тем как усик зеленый, и, кроме того, к концу она иногда бывает толще, чем самый усик; обыкновенно она несколько выступает по обе стороны усика и обрамлена свободно выдающимися удлиненными клеточками, которые снабжены утолщенными головками, имеющими форму шариков или реторт. Эта клеточная пластинка, повидимому, выделяет какую-то смолообразную замазку, потому что прочность ее прикрепления к дереву не уменьшалась от погружения на 24 часа в спирт или воду, но весьма ослаблялась при подобном же погружении в эфир или скипидар. Трудно представить себе, какую пользу может принести эта липкая клеточная пластинка после того, как усик уже успел прочно обвиться вокруг подпорки. Вследствие спирального сокращения, которое наступает в скором времени, усики ни разу, за исключением одного случая, не оказались в состоянии остаться надолго в соприкосновении с толстым столбом или с какой-нибудь почти плоской поверхностью; если бы они быстро прикрепились к ним при помощи липкой пластинки, это, очевидно, было бы полезно для растения.[19]

Усики *Bryonia dioica*, *Cucurbita ovifera* и *Cucumis sativa* обладают чувствительностью и способностью к круговому движению.[20] Совершают ли круговые движения также и междоузлия, я не наблюдал. У *Anguria Warscewiczii* междоузлия совершают круговые движения несмотря на то, что они толсты и не гибки; у этого растения нижняя поверхность усика, обхватившы палочку, спустя некоторое время образует шероховатую клеточную пластинку или подушечку, которая плотно прикладывается к дереву, подобно пластинке, образующейся на усике *Hanburya;* но она нисколько не липка. У *Zanonia Indica*, принадлежа-

щей к другому отделу этого семейства, вилообразно разветвленные усики и междоузлия совершают круговые движения против солнца, причем полные обороты длятся от 2 часов 8 минут до 3 часов 35 минут.

VITACEAE. — В этом семействе и двух следующих, а именно — Sapindaceae и Passifloraceae, усики представляют собою видоизмененные цветоносы [21] и, следовательно, имеют осевую природу. В этом отношении они отличаются от всех ранее описанных усиков, за исключением, быть может, усиков Cucurbitaceae. Впрочем, гомологическая природа усиков, повидимому, не вызывает никаких различий в характере их деятельности.

Vitis vinifera [виноградная лоза]. — Усики толстые и весьма длинные; один усик на виноградной лозе, росшей на вольном воздухе, но не

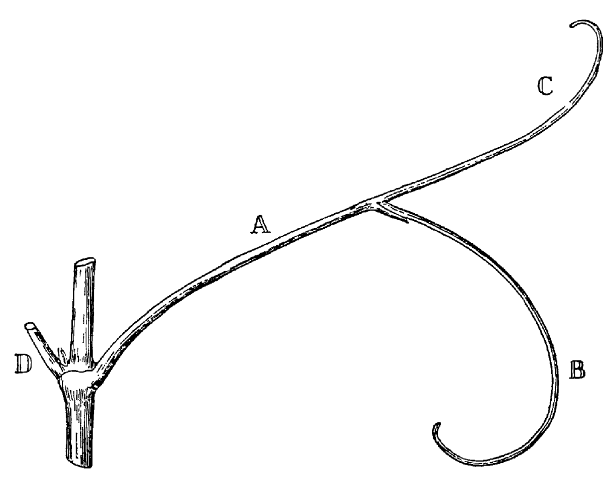


Рис. 9. Усик виноградной лозы

A. Ножка усика. B. Более длинная веточка с чешуйкой при основании. C. Более короткая веточка. D. Черешок противоположного листа.

сильно развитой, имел 16 дюймов в длину. Усик состоит из ножки (A), несущей две веточки, которые одинаково отходят от нее в стороны. Одна из веточек (B) снабжена при основании особой чешуйкой и, насколько я наблюдал, всегда бывает длиннее другой и часто раздвоена на конце. Если веточки потереть, они изгибаются и потом опять распрямляются. Обхватив своей верхушкой какой-нибудь предмет, усик спирально сокращается; но этого не случается (Пальм, стр. 56), если он не уцепится за какой-либо предмет. Усики самопроизвольно движутся из стороны в сторону, и однажды в очень жаркий день один усик совершил два эллиптических оборота, длившихся в среднем каждый по 2 часа 15 минут. Во время этих движений цветная линия, нанесенная вдоль выпуклой поверхности, спустя некоторое время появилась с одного боку, потом на вогнутой стороне, потом с другого боку и, наконец, опять на выпуклой стороне. Каждая из двух веточек усика движется самостоятельно. Совершив самопроизвольно в течение некоторого времени круговые движения, усик загибается от света к темноте; я сообщаю об этом не на основании своих собственных наблюдений, а по свидетельству Моля и Дютроше. Моль (стр. 77) говорит, что у виноградной лозы,

посаженной подле стены, усики бывают направлены к ней. а в винограднике обыкновенно — более или менее к северу.

Молодые междоузлия совершают круговые движения самопроизвольно, но это движение необычайно медленно. Один побег был обращен к окну, и я отмечал его путь на стекле в течение двух совершенно спокойных и теплых дней. В один из этих дней он описал за два часа спираль, представлявшую собой два с половиною эллипса. Точно так же я накрыл стеклянным колпаком молодой росток мускатного винограда, находившийся в теплице, и он каждый день совершал три или четыре очень маленьких овальных оборота, причем побег перемещался из стороны в сторону менее чем на полдюйма. Если бы он не совершил по меньшей мере три оборота в то время, когда небо было равномерно покрыто облаками, то я приписал бы незначительность этого перемещения изменчивому действию света. Конец стебля более или менее загнут вниз, но никогда не перегибается в противоположную сторону, как это обычно наблюдается у вьющихся растений.

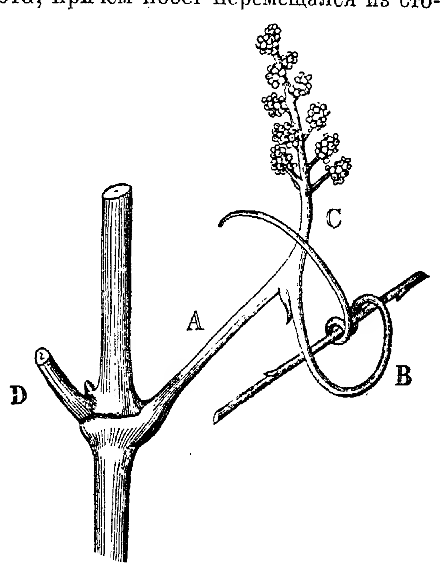


Рис. 10. Цветоножка виноградной лозы

А. Общая ножка. В. Цветочный усик с чешуйкой при основании. С. Вторичная ножка с цветочными почками. D. Черешок противоположного листа.

Различные авторы (Пальм, стр. 55; Моль, стр. 45; Линдли и другие) держатся того мнения, что усики у виноградной лозы — видоизмененные цветоносы. Я даю здесь рисунок (рис. 10), изображающий обычное состояние молодого цветоносного побега: он состоит из «общей ножки» (А), из «цветочного усика» (В), который изображен здесь обхватившим прутик, и из «вторичной ножки» (С), на которой сидят цветочные почки. Весь побег движется самопроизвольно подобно настоящему усику, но в меньшей степени; впрочем, это движение бывает значительнее, когда вторичная ножка (С) несет небольшое число цветочных почек. Общая ножка (А) не обладает способностью обхватывать подпорку, точно так же, как и соответствующая часть настоящего усика. Цветочный усик (В) всегда длиннее вторичной ножки (С) и имеет при основании чешуйку; иногда он раздваивается на конце и следовательно во всех подробностях соответствует более длинной, снабженной чешуйкой веточке (В, рис. 9) настоящего усика. Однако он отклонен назад от вторичной ножки (С) или торчит под прямым углом к ней и, таким образом, приспособлен к тому, чтобы поддерживать будущую гроздь винограда. Если его потереть, он изгибается, а потом опять выпрямляется и, как показано на рисунке, надежно обхватывает подпорку. Я видел, как один усик зацепился за такой мягкий предмет, как молодой лист виноградной лозы.

Нижняя, обнаженная часть вторичной ножки (С) также слегка чувствительна к трению, и я видел, как она загнулась вокруг палочки

и даже отчасти вокруг листа, с которым пришла в соприкосновение. Что вторичная ножка имеет ту же самую природу, как и соответствующая веточка обыкновенного усика, ясно обнаруживается, когда на ней сидит небольшое число цветков, потому что в этом случае она становится менее ветвистой, ее длина увеличивается, вместе с тем усиливается ее чувствительность и способность к самопроизвольному движению. Мне дважды пришлось видеть вторичные ножки, которые несли от тридцати до сорока цветочных почек и которые значительно удлинились и вполне обвились вокруг палочек, совершенно так же, как настоящие усики. Другая вторичная ножка, на которой сидело лишь одиннадцать цветочных почек, быстро изогнулась по всей своей длине после легкого трения; но даже это ничтожное число цветков делало ножку менее чувствительной по сравнению с другой веточкой, т. е. цветочным усиком: этот последний изгибался скорее и быстрее, после того как его слегка потерли. Я видел вторичную ножку, густо покрытую цветочными почками, причем на одной из ее верхних боковых веточек находилось по какой-то причине лишь два бутона, и только одна эта веточка сильно удлинилась и самопроизвольно обхватила находящуюся подле нее хворостинку; в сущности, она образовала маленький вторичный усик. Увеличение длины вторичной ножки (C) с уменьшением числа цветочных почек является хорошим примером, иллюстрирующим закон компенсации. Согласно тому же самому принципу, настоящий усик в целом всегда длиннее цветоноса; так, например, на одном и том же растении самый длинный цветонос (считая от основания общей ножки до верхушки цветочного усика) имел $8^1/_2$ дюймов в длину, между тем как самый длинный усик был почти вдвое длиннее, а именно — 16 дюймов.

Существует полная постепенность в переходах от обычного состояния цветоноса, как он изображен на рисунке (рис. 10), к обычному состоянию настоящего усика (рис. 9). Мы видели, что вторичная ножка (C), когда она еще несет от тридцати до сорока цветочных почек, иногда слегка удлиняется и отчасти приобретает все признаки соответствующей веточки настоящего усика. Начиная от этого состояния, мы можем проследить каждую переходную ступень, пока не придем ко вполне развитому усику, достигшему полной длины и несущему одну только цветочную почку на веточке, которая соответствует вторичной ножке! Следовательно, не может быть и сомнения в том, что этот усик — видоизмененный цветонос.

Существует и другого рода постепенность, которая заслуживает внимания. Цветочные усики (B, рис. 10) иногда производят небольшое число цветочных почек. Так, например, на одной лозе, росшей подле моего дома, было тринадцать цветочных почек на одном цветочном усике и двадцать две — на другом, причем оба они сохранили еще свои характерные свойства, т. е. чувствительность и самопроизвольное движение, хотя и в несколько ослабленной степени. На виноградных лозах, выращиваемых в теплицах, иногда на цветочных усиках образуется так много цветков, что в результате получается двойная гроздь ягод, и это носит у садовников техническое название «пучка» («cluster»). В этом состоянии вся такая кисть цветов едва ли представляет малейшее сходство с усиком и, судя по приведенным уже фактам, вероятно, обладает незначительною способностью к обхватыванию подпорки или к самопроизвольному движению. Такие цветоносы представляют близкое сходство в строении с цветоносами у Cissus. Этот род, принадлежащий к тому же семейству Vitaceae, производит хорошо развитые усики и

обыкновенные цветочные кисти; но здесь не наблюдается переходов между этими двумя состояниями. Если бы род Vitis был неизвестен, то даже самый смелый приверженец учения об изменении видов никогда не предположил бы, что один и тот же растительный индивидуум в один и тот же период роста может представить всевозможные переходы между обычными цветочными ножками, служащими поддержкой цветкам и плодам, и усиками, употребляемыми исключительно для лазания. Но виноградная лоза воочию представляет нам такой именно случай, и он кажется мне самым разительным и любопытным примером перехода, какой только можно представить себе.

Cissus discolor. — Молодые побеги у этого растения обнаруживают движение лишь в такой мере, что оно может быть объяснено суточными изменениями в действии света. Однако усики совершают круговые движения с большой правильностью по направлению движения солнца, и у растений, которые я наблюдал, они описывали круги около 5 дюймов в диаметре. Пять полных кругов были описаны в следующие промежутки времени: 4 часа 45 минут, 4 часа 50 минут, 4 часа 45 минут, 4 часа 30 минут и 5 часов. Один и тот же усик продолжал описывать круги в течение трех или четырех дней. Длина усиков от $3^1/_2$ до 5 дюймов. Они состоят из длинной ножки, несущей две коротенькие веточки, которые у старых растений вторично раздваиваются. Эти две веточки не совсем одинаковой длины; более длинная, как и у виноградной лозы, снабжена при основании чешуйкой. Усик торчит вертикально вверх; конец побега круто загнут вниз, и это положение, вероятно, оказывает растению ту услугу, что позволяет усику свободно производить круговые движения в вертикальном положении.

Обе веточки усика в молодом возрасте весьма чувствительны. Достаточно было одного прикосновения кисточкой, настолько нежного, что усик, сидящий на конце длинного, гибкого побега, еле пошевелился, чтобы вызвать в нем заметный изгиб по прошествии четырех или пяти минут. Он снова распрямлялся через час с небольшим. Я три раза проделал опыт с петлей из мягкой нитки, весившей одну седьмую грана (9,25 мг), и каждый раз она вызывала изгиб усика по прошествии 30 или 40 минут. Тяжесть, в два раза меньшая, не производила никакого действия. Длинная ножка гораздо менее чувствительна: легкое трение не оказывало на нее никакого действия, хотя продолжительное соприкосновение с колышком вызывало изгиб. Обе веточки чувствительны со всех сторон, так что сходятся, если дотронуться до их внутренних сторон, и расходятся, если коснуться наружных. Если одновременно дотронуться до веточки с одинаковой силой с двух противоположных сторон, то обе они раздражаются в одинаковой степени, и никакого движения не получается. Прежде чем исследовать это растение, я наблюдал только такие усики, которые чувствительны лишь с одной стороны, и они изгибаются после легкого сдавливания между большим и указательным пальцами; когда же я таким образом сжимал по нескольку раз усики Cissus, никакого изгиба не получалось, и я сначала пришел к неправильному заключению, что они совершенно нечувствительны.

Cissus antarcticus. — У одного молодого растения усики были толстые и прямые, слегка загнутые на концах. После того, как потерли их вогнутые поверхности, что необходимо было делать с некоторой силой, они очень медленно искривлялись и потом снова выпрямлялись. Следовательно, они гораздо менее чувствительны, чем усик предыдущего вида; но зато они несколько быстрее совершили два оборота, следуя

за солнцем, а именно — в 3 часа 30 минут и в 4 часа. Междоузлия не совершают круговых движений.

Ampelopsis hederacea (дикий виноград). — У этого растения междоузлия, повидимому, движутся лишь в такой мере, что их перемещение можно объяснить изменением в действии света. Усики — от 5 до 6 дюймов длиною; от главного стержня отходит несколько боковых веточек, кончики которых загнуты, как это можно видеть на верхнем рисунке (рис. 11). Они совершенно не обнаруживают настоящего самопроизвольного кругового движения, но, как это уже давно было замечено Эндрью Найтом, * поворачиваются от света к темной стороне. Я видел, как несколько усиков менее чем за 24 часа повернулись на 180° к темной стороне ящика, в котором было помещено растение; но иногда это движение бывает гораздо более медленным. Боковые веточки часто движутся независимо одна от другой и иногда неправильно, без всякой видимой причины. Эти усики менее чувствительны к прикосновению, чем все другие, какие я наблюдал. После осторожного, но несколько раз повторенного трения прутиком боковые веточки, но не главный стержень, слегка искривлялись по прошествии трех или четырех часов; но они, повидимому, едва ли хоть сколько-нибудь обладали способностью снова распрямиться. Усики одного растения, взобравшегося на высокий букс [Buxus], обхватили несколько его веточек, но я неоднократно видел, что они, ухватившись за палочку, потом отцепляются от нее. Когда они встречают плоскую деревянную поверхность или стену (а к таким именно предметам они, очевидно, и приспособлены), они направляют к ней все свои веточки и, широко раздвинув их, прикасаются к ней боками своих крючковатых кончиков. При этом веточки, коснувшись поверхности, часто приподнимаются, принимают другое положение и опять приходят в соприкосновение с нею.

По прошествии приблизительно двух дней после того, как усик расположит свои веточки таким образом, чтобы они прижимались к какой-нибудь поверхности, его загнутые кончики вздуваются, приобретая яркокрасный цвет и образуют на своих нижних сторонах всем известные маленькие диски, или подушечки, при помощи которых они прочно прикрепляются. В одном случае кончики слегка вздулись спустя 38 часов после того, как прикоснулись к кирпичу; в другой раз они значительно вздулись через 48 часов, а за следующие 24 часа прочно прикрепились к гладкой доске; наконец, кончики одного более молодого усика через 42 часа не только вздулись, но и прикрепились к стене, покрытой штукатуркой. Эти липкие диски похожи на те, которые образует *Bignonia capreolata*, и отличаются от них только цветом и большей величиной. Когда они образовывались в соприкосновении с клубком из пакли, они обрастали порознь отдельные волокна, но не так успешно, как у *Bignonia capreolata*. Насколько мне приходилось видеть, диски никогда не образуются без внешнего раздражения, которым служит соприкосновение, хотя бы временное, с каким-нибудь предметом.**

* «Trans. Phil. Soc.», 1812, p. 314.

** Доктор Мак Наб замечает («Trans. Bot. Soc. Edinburgh», vol. XI, p. 292), что на усиках *Ampelopsis Veitchii*, раньше чем они придут в соприкосновение с каким-нибудь предметом, уже имеются небольшие шаровидные диски, и я сам впоследствии наблюдал то же самое. Однако эти диски сильно увеличиваются в размерах, когда прижимаются и прилипают к какой-нибудь поверхности. Следовательно, у одних видов Ampelopsis усики с самого начала требуют раздражения прикосновением для образования дисков, между тем как у других видов такого раздражения не требуется. Мы имеем как раз параллельный случай у двух видов Bignoniaceae.

Сначала они обыкновенно образуются с одной стороны загнутого кончика, который часто настолько изменяется по всему своему внешнему виду, что только вдоль вогнутой поверхности можно бывает проследить полоску первоначальной зеленой ткани. Однако, когда усик обхватывает цилиндрическую палочку, то вдоль внутренней поверхности, на небольшом расстоянии от загнутого кончика, образуется иногда неправильная каемка или диск; это было замечено также и Молем

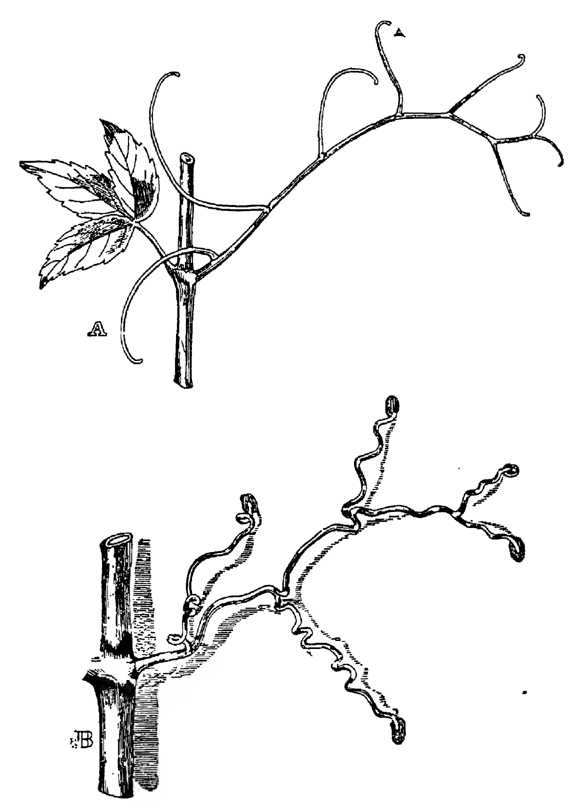


Рис. 11. *Ampelopsis hederacea*

A. Вполне развитой усик с молодым листом на противоположной стороне стебля. B. Более старый усик, несколько недель остававшийся прикрепленным к стене; ветви утолщены и спирально завернуты; кончики их превратились в диски; неприкрепившиеся ветви этого усика засохли и отпали.

(стр. 71). Диски состоят из клеточек, увеличенных в размерах, с гладкими, выдающимися, полусферическими поверхностями, и окрашенных в красный цвет; сначала они бывают наполнены соком (см. разрез, приведенный Молем, стр. 70), но в конце концов становятся деревянистыми.

Так как эти диски быстро и прочно прикрепляются к таким гладким поверхностям, как выструганное или выкрашенное масляной краской дерево или глянцевитый лист плюща, то уже одно это делает вероятным, что они выделяют какую-то замазку, как это утверждал еще Мальпиги (смотри ссылку у Моля, стр. 71). Я оторвал несколько ди-

сков, образовавшихся в предыдущем году, от стены, покрытой штукатуркой, и держал их в течение нескольких часов в теплой воде, в разбавленной уксусной кислоте и в спирту; но приставшие частички кремнезема не отделялись. Погружение на сутки в серный эфир сильно ослабляло их прикрепление, а в нагретых эфирных маслах (я делал опыты с маслом тимьяна и перечной мяты) они через несколько часов отделились все до одной. Это, повидимому, доказывает, что диски выделяют какой-то смолообразный цемент. Однако его количество должно быть невелико; так, когда одно растение взбиралось по негусто выбеленной стене, то диски крепко пристали к известке; но так как цемент никогда не проникал сквозь этот тонкий слой, то они легко отделялись вместе с небольшими листочками известки. Не следует думать, что прикрепление совершается исключительно при помощи этого цемента, потому что клеточные выросты вполне покрывают каждый маленький неправильный выступ и забираются в каждую трещину.

Усик, не прикрепившийся ни к какому предмету, не сокращается спирально и, спустя неделю или две, съеживается в тоненькую ниточку, увядает и отваливается. Напротив, прикрепившийся усик сокращается в спираль и таким образом становится весьма эластичным, так что, если потянуть за главный стержень, то напряжение равномерно распределяется между всеми прикрепившимися дисками. В течение нескольких дней после прикрепления дисков усик легко рвется и ломается; но он быстро утолщается и становится очень крепким. Ближайшей зимой он отмирает, но и в этом состоянии остается прочно прикрепленным как к собственному стеблю, так и к поверхности, к которой он пристал. На прилагаемом рисунке (рис. 11) мы видим различие между усиком (В), который оставался прикрепленным к стене в течение нескольких недель, и другим усиком (А) того же растения, вполне взрослым, но не прикрепившимся. Что подобное изменение в природе тканей, равно как и спиральное сокращение, является следствием образования диска, хорошо показывает судьба некоторых боковых веточек, оставшихся неприкрепленными; через одну или две недели они увядают и отваливаются совершенно так же, как и целый усик, когда он не прикреплен. Возрастание крепости и долговечности усика после его прикрепления представляет собою нечто удивительное. Среди усиков, прикрепившихся к моему дому, некоторые еще сохранили свою крепость, хотя они, в отмершем состоянии, уже четырнадцать или пятнадцать лет подвергаются влиянию непогоды. Одна боковая веточка усика, которой насчитывается не менее десяти лет, еще сохранила эластичность и выдерживала тяжесть ровно в два фунта. Весь этот усик имел пять снабженных дисками веточек равной толщины и, повидимому, одинаковой крепости, так что он, вероятно, мог бы выдержать тяжесть в десять фунтов, и это после того, как он в течение десяти лет подвергался влиянию непогоды!

SAPINDACEAE. — *Cardiospermum halicacabum*. — В этом семействе, как и в предыдущем, усики представляют собой видоизмененные цветоносы. У описываемого растения две боковые веточки главного цветоноса превращены в пару усиков, соответствующую одиночному «цветочному усику» виноградной лозы. Эта главная ножка — тонкая, негибкая и имеет от 3 до $4^1/_2$ дюймов в длину. Подле вершины, над двумя маленькими прицветниками она подразделяется на три веточки. Средняя из них делится и еще раз делится и несет цветки; в конце концов, она вырастает на половину короче двух других видоизмененных веточек. Последние представляют собою усики; сначала они толще и длин-

нее средней веточки, но никогда не достигают более одного дюйма в длину. Они утончены к одному концу, сплющены и на нижней обхватывающей стороне не покрыты волосками. Вначале они торчат прямо вверх, но вскоре расходятся в стороны и, самопроизвольно закручиваясь вниз, приобретают вид двух симметрично расположенных и изящных крючков, как это изображено на рисунке. В это время цветочные почки еще малы, но усики уже готовы к действию.

Два или три верхних междоузлия в молодом возрасте безостановочно совершают круговые движения; у одного молодого растения они за 3 часа 12 минут описали два круга против солнца; у другого растения, при том же направлении движения, два круга были пройдены в течение 3 часов 41 минуты; у третьего растения междоузлия двигались по солнцу и описали два круга в течение 3 часов 47 минут. Средняя продолжительность этих шести оборотов равнялась 1 часу 46 минутам. Стебель не обнаруживает ни малейшей наклонности спирально обвиваться вокруг подпорки; но близкий к Cardiospermum род Paullinia, к которому принадлежат растения с усиками, по некоторым указаниям вьется (Моль, стр. 4). Цветоносы, поднимающиеся над концом побега, увлекаются круговым движением междоузлий, а когда стебель крепко привязан, то можно видеть, как длинные и тонкие цветоносы сами по себе безостановочно движутся из стороны в сторону, иногда довольно быстро. Они пробегают обширное пространство, но лишь в отдельных случаях описывают правильные эллиптические кривые. С помощью комбинированных движений междоузлий и цветоносов, один из двух коротких крючкообразных усиков раньше или позже зацепляется за какую-нибудь хворостинку или веточку и затем закручивается вокруг нее и крепко ее обхватывает. Однако эти усики мало чувствительны, так как трение их нижней поверхности лишь медленно вызывает незначительное перемещение. Я накинул один усик на прутик, и спустя 1 час 45 минут он значительно загнулся внутрь; за 2 часа 30 минут он образовал кольцо, а по прошествии 5—6 часов после того, как был надет на прутик, плотно обхватил его. Другой усик действовал приблизительно с такою же скоростью; но один раз я наблюдал, как усику потребовалось 24 часа, чтобы дважды обвиться вокруг тоненькой хворостинки. Усики, не зацепившиеся за что-либо, по прошествии нескольких дней сами собою свертываются в плотную плоскую спираль. Те же, которые обвились вокруг какого-либо предмета, вскоре немного утолщаются и становятся жестче. Длинная и тонкая главная ножка нечувствительна и никогда не обхватывает подпорки, хотя и обладает самопроизвольным движением. Точно так же она никогда не сокращается в спираль,* хотя подобного рода сокращение, повидимому, было бы полезно растению при лазании. Тем не менее, оно довольно хорошо лазит и без этого. Семенные коробочки, при большой легкости, имеют огромные размеры (отсюда английское название balloon-vine [«пузырчатая лоза»]), и так как они сидят по две или по три на одной ножке,

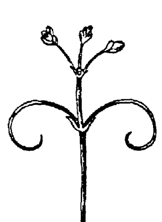


Рис. 12. *Cardiospermum halicacabum*

Верхняя часть цветоноса с его двумя усиками.

* Фриц Мюллер замечает (ibid., стр. 348), что близкий род Serjania отличается от Cardiospermum тем, что несет лишь один усик и что общий цветонос сокращается в спираль, когда усик, как это часто случается, обхватит стебель собственного растения.

то усики, отходящие подле них, могут быть полезны в том отношении, что не дают им разбиваться на куски под влиянием ветра. В теплице усики служили только для лазания.

Уже одно положение усиков достаточно ясно указывает на их гомологическую природу. В двух случаях один из двух усиков образовал на своей верхушке цветок; однако это не помешало ему действовать исправным образом и обвиться вокруг хворостинки. В третьем случае обе боковые веточки, которые должны были превратиться в усики, произвели цветки, подобно центральной веточке, и совершенно утратили строение, свойственное усикам.

Я видел, но не имел возможности внимательно наблюдать, еще только одно лазящее растение из семейства Sapindaceae, а именно Paullinia. Оно было не в цвету, но несло длинные вилообразные усики. Таким образом, что касается усиков, Paullinia, повидимому, стоит в таком же отношении к Cardiospermum, как Cissus к Vitis.

Passifloraceae. — Прочтя рассуждения и факты, приведенные Молем (стр. 47), относительно природы усиков в этом семействе, никто не будет сомневаться в том, что усики здесь — видоизмененные цветоносы. Усики и цветоносы возникают рядом, бок о бок; мой сын Уилльям Э. Дарвин сделал для меня наброски ранних стадий их развития у гибридной *Passiflora floribunda*. Оба эти органа вначале появляются в виде одного бугорка, который постепенно делится; таким образом, усик, повидимому, представляет собою видоизмененную веточку цветоноса. Мой сын нашел один очень молодой усик, на верхушке которого сидели зачатки цветочных органов, совершенно подобных тем, которые находятся на верхушке настоящего цветоноса на той же ранней стадии развития.

Passiflora gracilis. — Это удачно названное изящное однолетнее растение отличается от других представителей этой группы, которых я наблюдал, тем, что у него молодые междоузлия обладают способностью к круговому движению. Оно превосходит все другие исследованные мною лазящие растения быстротой своих движений и все растения, снабженные усиками, — чувствительностью этих последних. Междоузлие, на котором сидит верхний деятельный усик и которое вместе с тем несет одно или два более молодых, незрелых междоузлия, совершило три оборота по солнцу, средняя продолжительность которых равнялась 1 часу 4 минутам; затем, в течение следующих часов, когда стало очень жарко, оно проделало еще три оборота, длившихся в среднем по 57—58 минут, так что средняя продолжительность для всех шести оборотов равнялась 1 часу 1 минуте. Верхушка усика описывает удлиненные эллипсы, иногда узкие, иногда широкие, длинные оси которых наклонены в слегка различных направлениях. С помощью усиков это растение может взбираться по тонким вертикальным палочкам; но стебель слишком мало гибок, чтобы спирально обвиваться вокруг них; это не удавалось ему даже тогда, когда он не встречал помехи со стороны усиков, которые последовательно обрывались на ранней стадии развития.

Если закрепить неподвижно стебель, то можно видеть, что усики совершают круговые движения почти таким же образом и с тою же скоростью, как и междоузлия.* Усики очень тонкие, нежные и прямые,

* Проф. Аза Грей сообщает мне, что усики у *Passiflora sicyoides* совершают круговые движения еще быстрее, чем у *P. gracilis*; так, они проделали четыре оборота

за исключением кончиков, которые слегка загнуты; их длина от 7 до 9 дюймов. Полувзрослые усики нечувствительны, но, когда они достигнут почти полной длины, то становятся крайне чувствительными. Одного легкого прикосновения к вогнутой стороне их кончика было достаточно, чтобы вскоре вызвать у них изгиб, а спустя две минуты они образовывали неплотную плоскую спираль. Петля из мягкой ниточки весом в $^1/_{32}$ грана (2,02 мг), со всевозможной осторожностью надетая на верхушку, трижды вызвала явственный изгиб. То же действие оказал два раза и изогнутый кусочек тонкой платиновой проволоки, весивший лишь $^1/_{50}$ грана (1,23 мг); но этой последней тяжести оказалось недостаточно, чтобы вызвать постоянный изгиб, даже когда она была оставлена на усике. Эти опыты производились под стеклянным колпаком, так что нитяные петли и проволока не сотрясались ветром. Движение после прикосновения очень быстро; закрепив нижнюю часть нескольких усиков, я дотрагивался тоненьким прутиком до вогнутой стороны их кончиков и тщательно следил за ними в лупу: кончики явственно начали изгибаться по истечении следующих промежутков времени: 31, 25, 32, 31, 28, 39, 31 и 30 секунд; таким образом, перемещение обыкновенно было заметно уже спустя полминуты после прикосновения, а в одном случае его можно было отчетливо видеть через 25 секунд. Один из этих усиков, изогнувшихся по прошествии 31 секунды, двумя часами раньше свернулся в плоскую спираль после прикосновения, так что за этот промежуток времени он успел распрямиться и полностью восстановил свою чувствительность.

Чтобы выяснить, как часто будет искривляться под влиянием прикосновения один и тот же усик, я поместил одно растение в своем кабинете, который был не особенно удобен для этого опыта, так как в нем было холоднее, чем в теплице. Я осторожно тер верхушку усика, проводя по ней тонкой палочкой четыре или пять раз, и проделывал это всякий раз, когда замечал, что она, прореагировав, снова почти совсем распрямлялась; в течение 54 часов она 21 раз ответила на раздражение, каждый раз изгибаясь в крючок или в спираль. В последний раз, впрочем, движение было очень медленным, и вскоре затем началось спиральное сокращение усика, уже постоянное. В течение ночи не было произведено ни одного опыта, так что усик, быть может, ответил бы на раздражение большее число раз, хотя, с другой стороны, не имея отдыха, он мог бы изнемочь от многочисленных, столь быстро повторяющихся усилий.[22]

Я повторил опыт, проделанный над Echinocystis, а именно поместил несколько экземпляров описываемой Passiflora настолько близко один к другому, что их усики неоднократно терлись друг о друга; но никакого изгибания не последовало. Кроме того, я несколько раз стряхивал маленькие капли воды со щетки на усики, а на другие брызгал из спринцовки с такою силой, что весь усик обдавался водой, но они никогда не искривлялись. Толчки от капель воды чувствовались моей рукой гораздо отчетливее, чем от нитяных петель (весом в $^1/_{32}$ грана), когда я ронял на нее эти последние с высоты, а между тем эти петли, надетые самым осторожным образом на усики, заставляли их изгибаться. Отсюда ясно, что усики или свыклись с прикосновением других усиков и дож-

(причем температура колебалась между 88° и 92° по Фаренгейту) в следующие промежутки времени: 40 минут, 45 минут, 38$^1/_2$ минуты и 46 минут. Один полуоборот был совершен в 15 минут.

девых капель, или же с самого начала сделались чувствительными лишь к продолжительному, хотя бы и крайне легкому надавливанию твердых объектов, за исключением усиков. Чтобы показать различие в родах чувствительности у различных растений и вместе с тем показать силу спринцовки, которой я пользовался, я могу прибавить, что малейшая струя из нее немедленно заставляла лист мимозы складываться; в то же время нитяная петля весом в $^1/_{32}$ грана, будучи свернута в комочек и осторожно помещена на железки при основании листочков этой мимозы, не оказывала никакого действия. [23]

Passiflora punctata. — Междоузлия не движутся, но усики правильно совершали круговые движения. Один полувзрослый и очень чувствительный усик проделал три оборота навстречу солнцу, длившиеся 3 часа 5 минут, 2 часа 40 минут и 2 часа 50 минут; быть может, в более взрослом состоянии он перемещался бы быстрее. Одно растение было помещено против окна и, как это бывает с вьющимися стеблями, свет ускорял движение усика в одном направлении и замедлял его в другом: полукруг по направлению к свету был совершен один раз на 15 минут, а другой — на 20 минут быстрее, чем полукруг по направлению к темному концу комнаты. Принимая во внимание крайнюю тонкость этих усиков, такого рода действие на них света представляет нечто замечательное. Усики длинны и, как я только что сказал, очень тонки, а их кончики слегка изогнуты или крючковаты. Вогнутая сторона крайне чувствительна к прикосновению: достаточно было дотронуться до нее один раз, чтобы она изогнулась внутрь; потом она опять распрямлялась и снова была готова реагировать. Петля из мягкой нитки весом в $^1/_{14}$ грана (4,625 мг) вызвала изгиб в самом кончике усика; в другой раз я попробовал повесить ту же самую маленькую петлю на один наклонившийся усик, но она три раза соскальзывала, и, однако, этого крайне легкого трения оказалось достаточно, чтобы верхушка изогнулась. Несмотря на такую чувствительность, усик движется не очень быстро после прикосновения, так что явственное перемещение можно было заметить не раньше, чем по прошествии 5 или 10 минут. Выпуклая сторона кончика нечувствительна к прикосновению или к подвешиванию нитяной петли. Один раз я наблюдал, как усик совершал круговые движения выпуклой стороной кончика вперед; вследствие этого он не был в состоянии обхватить палочку, о которую он терся, между тем как усики, производящие круговые движения вогнутой стороной вперед, быстро обхватывают каждый предмет, находящийся на их пути.

Passiflora quadrangularis. — Этот вид весьма сильно отличается от других. Усики толстые, длинные и мало гибкие; они чувствительны к прикосновению лишь с вогнутой поверхности, ближе к концу. Когда палочка была помещена таким образом, что с ней пришла в соприкосновение середина усика, то никакого искривления не последовало. В теплице один усик сделал два оборота, длившиеся по 2 часа 22 минуты, а в прохладной комнате один оборот был совершен в 3 часа, другой в 4 часа. Междоузлия не совершают круговых движений ни у этого растения, ни у гибрида *Passiflora floribunda.*

Tacsonia manicata. — У этого растения междоузлия также не совершают круговых движений. Усики умеренно тонки и длинны; один усик описал узкий эллипс в течение 5 часов 20 минут, а на другой день — широкий эллипс в течение 5 часов 7 минут. После легкого трения с вогнутой стороны, кончик усика едва заметно изогнулся спустя 7 минут,

явственно — через 10 минут, а спустя 20 минут изогнулся в крючок.

Мы видели, что в последних трех семействах, а именно у Vitaceae, Sapindaceae и Passifloraceae, усики суть видоизмененные цветоносы. То же, согласно де Кандолю (на него ссылается Моль), должно сказать и об усиках Brunnichia, растения, принадлежащего к семейству Polygonaceae. У двух или трех видов Modecca, растения из семейства Papayaceae, усики, как сообщает мне проф. Оливер, иногда приносят цветы и плоды, так что по своей природе они — осевые органы.

Спиральное сокращение усиков

Это движение, благодаря которому усики укорачиваются и становятся эластичными, начинается спустя полдня, день или два после того, как их концы зацепятся за какой-нибудь предмет. Подобное движение не наблюдается ни у одного растения-листолаза, если не считать случайных его следов в черешках *Tropaeolum tricolorum*. С другой стороны, у всех растений, снабженных усиками, эти последние сокращаются спирально, после того как захватят какой-нибудь предмет, со следующими, однако, исключениями. Во-первых, *Corydalis claviculata*, но это растение можно было бы назвать листолазом. Во-вторых и в-третьих, *Bignonia unguis* с ее близкими родичами и *Cardiospermum*; но их усики настолько коротки, что они едва ли могли бы сократиться, и это было бы излишним. В-четвертых, *Smilax aspera*, представляющая более заметное исключение, так как ее усики довольно длинны. Усики *Dicentra*, пока растение молодо, коротки и после прикрепления становятся лишь слегка волнистыми; у растений более старых они длиннее и сокращаются в спираль. Никаких других исключений из правила, по которому усики, обхватив своими концами подпорку, стягиваются в спираль, я не видел. Впрочем, когда усик растения, стебель которого прикреплен неподвижно, зацепится за какой-нибудь неподвижный предмет, он не сокращается, — просто потому, что не может; но это случается редко. У обыкновенного гороха сокращаются одни только боковые веточки, но не центральный стержень, а у большинства растений, каковы, например, виноградная лоза, Passiflora, Bryonia, базальная часть усика никогда не образует спирали.

Я сказал, что у *Corydalis claviculata* конец листа, или усик (эту часть безразлично можно назвать одним или другим именем), не сокращается в спираль. Однако веточки, обвившись вокруг тонких хворостинок, приобретают сильно извилистый или зигзагообразный вид. Кроме того, весь конец черешка или усика, если он не ухватится за какой-либо предмет, спустя некоторое время круто загибается вниз и внутрь, откуда видно, что его наружная поверхность продолжает расти после прекращения роста внутренней поверхности. Что рост — главная причина спирального сокращения усика, можно смело признать доказанным недавними исследованиями Г. де Фриза. Однако я приведу еще один маленький факт в подтверждение этого вывода.[24]

Если исследовать короткий, почти прямой участок прикрепленного усика *Passiflora gracilis* (а также, как я полагаю, других усиков), находящийся между двумя расположенными друг против друга спиралями, то он окажется явственно изборожденным поперечными складками на наружной стороне, а это естественно должно произойти, если наружная сторона будет расти сильнее внутренней и если в то же время этой

части насильственно не давать изгибаться. Точно так же вся наружная поверхность спирально извитого усика становится морщинистой, если его распрямить. Тем не менее, так как это сокращение распространяется от конца усика, раздражаемого прикосновением к подпорке, по направлению к его основанию, то по причинам, которые я сейчас укажу, я не могу отделаться от сомнения в том, что весь этот результат можно приписать росту. Неприкрепившийся усик, как у *Cardiospermum*, свертывается в плоскую спираль, если это сокращение начинается на верхушке и идет совершенно правильно; но если продолжающий расти участок наружной поверхности лежит несколько сбоку или если этот процесс начинается близ основания, то концевой участок не может свернуться внутри базальной части, и тогда усик образует более или менее открытую спираль. Подобный же результат получается и в том случае, если конец зацепится за какой-нибудь предмет и таким образом будет закреплен неподвижно.[25]

У многих видов растений усики, если им не удастся за что-либо зацепиться, по прошествии нескольких дней или недель сокращаются в спираль; но в этих случаях сокращение наступает уже после того, как усик утратит способность к круговому перемещению и повиснет; а так как он к этому времени отчасти или даже совершенно утрачивает и свою чувствительность, то это движение не может принести никакой пользы. Спиральное сокращение неприкрепленных усиков совершается гораздо медленнее, чем прикрепленных. На одном и том же стебле можно постоянно видеть молодые усики, зацепившиеся за подпорку и сократившиеся в спираль, на ряду с более старыми, неприкрепившимися и несократившимися усиками. У Echinocystis я видел один усик, у которого две боковые веточки обвились вокруг прутиков и стянулись в красивые спирали, между тем как главная веточка, не ухватившаяся за какой-либо предмет, в течение нескольких дней оставалась прямой. Я наблюдал однажды у этого растения, как главная веточка, зацепившись за колышек, через 7 часов сделалась спирально извилистой, а через 18 часов стянулась в спираль. Обыкновенно усики у Echinocystis начинают сокращаться часов через 12—24 после того, как ухватятся за какой-нибудь предмет; между тем неприкрепленные усики начинают сокращаться лишь по прошествии двух, трех или даже более дней после прекращения кругового движения. Один вполне взрослый усик *Passiflora quadrangularis*, обхвативший колышек, начал сокращаться через 8 часов, а за 24 часа образовал несколько спиральных оборотов; другой, более молодой, усик, выросший лишь на две трети, обнаружил первые следы сокращения лишь спустя два дня после того, как обхватил колышек, а еще через два дня образовал несколько спиральных оборотов. Следовательно, сокращение, повидимому, начинается не раньше, чем усик достигнет почти полной длины. Другой молодой усик, приблизительно такого же возраста и такой же длины, как и предыдущий, не зацепился ни за какой предмет; через четыре дня он достиг своей полной длины; спустя еще шесть дней он впервые начал приобретать извилистость, а еще через два дня образовал один полный оборот спирали. Этот первый оборот образовался ближе к базальному концу, и сокращение неуклонно, но медленно продвигалось по направлению к вершине; весь усик свернулся в плотную спираль только через 21 день со времени первого наблюдения, т. е. спустя 17 дней после того, как он достиг своей полной длины.

Спиральное сокращение усиков совершенно не зависит от их спо-

собности к самопроизвольному круговому движению, потому что оно наблюдается у таких растений, как *Lathyrus grandiflorus* и *Ampelopsis hederacea*, усики которых не совершают круговых движений. Оно не стоит в необходимой связи и с обвиванием их кончиков вокруг подпорки, как это мы видим у Ampelopsis и *Bignonia capreolata*, у которых для спирального сокращения достаточно образования липких дисков. Однако в некоторых случаях это сокращение, повидимому, бывает связано с обвивающим или обхватывающим движением, вызываемым соприкосновением с подпоркой, потому что оно не только следует вскоре за этим последним, но и начинается обыкновенно подле закрученного конца, откуда распространяется вниз к основанию. Если, впрочем, усик очень слабо натянут, то он почти сразу становится сначала извилистым, а потом спирально закрученным по всей своей длине. Кроме того, у некоторых растений усики сокращаются в спираль лишь в том случае, если предварительно ухватятся за какой-нибудь предмет; если же они не зацепятся за что-либо, то свешиваются вниз и остаются прямыми, пока, наконец, не засохнут и не отвалятся: таковы усики у Bignonia, представляющие собою видоизмененные листья, и у трех описанных выше родов Vitaceae, у которых они представляют собой видоизмененные цветоносы. Но, в огромном большинстве случаев, усики, никогда не соприкасающиеся с каким-либо посторонним предметом, со временем стягиваются в спираль. Все эти факты, вместе взятые, показывают, что обхватывание подпорки и спиральное сокращение усика по всей его длине — явления, не стоящие в необходимой связи одно с другим. [26]

Спиральное сокращение, наступающее после того, как усик обхватит подпорку, оказывает растению большую услугу; поэтому оно широко распространено у видов, принадлежащих к самым разнообразным отрядам. Если побег наклонный и его усик зацепится за предмет, находящийся выше, то спиральное сокращение притягивает этот побег кверху. Если же побег вертикальный, то, зацепившись своими усиками за какой-нибудь предмет, находящийся выше, он под влиянием роста стебля становился бы слабее натянутым, если бы не спиральное сокращение, которое подтягивает стебель кверху по мере того, как он растет в длину. Таким образом, рост не тратится понапрасну, и вытянутый стебель взбирается вверх по кратчайшему пути. Если концевая веточка усика у Cobaea ухватится за колышек, то, как мы видели, спиральное сокращение хорошо приводит прочие веточки, одну за другой, в соприкосновение с ним, пока весь усик не обхватит его запутанным узлом. Если усик зацепится за какой-нибудь неустойчивый предмет, этот последний иногда окружается и закрепляется его спиральными оборотами, как я наблюдал это у *Passiflora quadrangularis;* однако этот процесс большого значения не имеет.

Гораздо более важную услугу оказывает спиральное сокращение усиков в том отношении, что они становятся при этом весьма эластичными. Вследствие этого, как уже было замечено при описании Ampelopsis, напряжение распределяется равномерно между отдельными прикрепившимися веточками, что придает всему усику гораздо большую крепость, чем при каких-либо иных условиях, так как веточки не могут перерваться поодиночке. Именно эта эластичность препятствует как разветвленным, так и простым усикам отрываться от своих подпорок во время сильного ветра. Я несколько раз нарочно ходил во время бури наблюдать за одной брионией, которая росла у открытой изгороди и

прикрепилась своими усиками к окружающим кустам; так как толстые и тонкие веточки ее качались взад и вперед под действием ветра, то усики, если бы они не были крайне эластичны, были бы немедленно оторваны, и все растение было бы сброшено. Но этого не случилось: бриония благополучно выдерживала бурю, подобно кораблю, который спустил два якоря и выбросил спереди длинный конец каната, служащий пружиной в то время, как буря раскачивает судно.[27]

Когда неприкрепившийся усик спирально сокращается, то спираль всегда бывает направлена в одну и ту же сторону от верхушки до основания. С другой стороны, усик, зацепившийся концом за какую-нибудь подпорку, неизменно закручивается в одной части в одном направлении, в другой — в противоположном, хотя одна и та же его сторона вогнута от одного конца до другого; обороты спирали, направленные в противоположные стороны, бывают отделены коротким прямым участком. Такое любопытное симметрическое строение было замечено несколькими ботаниками, но не получило достаточного объяснения.* Оно

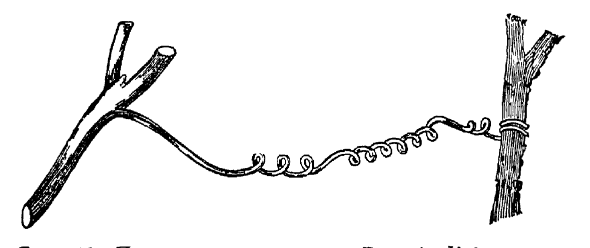


Рис. 13. Прикрепившийся усик *Bryonia dioica*, спирально сократившийся в противоположных направлениях.

наблюдается у всех без исключения усиков, которые, зацепившись за какой-нибудь предмет, сокращаются в спираль, но, конечно, больше бросается в глаза у длинных усиков. Оно никогда не встречается у усиков, не зацепившихся за какой-либо предмет, и когда кажется, что это имело место, то потом оказывается, что усик сначала ухватился за какой-нибудь предмет, а затем оторвался от него. Обыкновенно на одном конце прикрепленного усика все спирали идут в одном направлении, а на другом все — в противоположном, причем в середине остается короткий прямой участок; но я видел один усик, у которого спирали поочередно шли то в одну, то в другую сторону, пять раз меняя направление, причем все они были отделены друг от друга прямыми участками; а г. Леон видел, как направление спирали менялось таким образом семь или восемь раз. Изменяют ли спирали свое направление один или несколько раз, число оборотов в том и другом направлении бывает одинаково. Так, например, я собрал десять прикрепленных усиков брионии, из которых самый длинный сделал 33, а самый короткий лишь 8 спиральных оборотов, и во всех случаях число оборотов в одном на-

*См. Isid. Lèon в «Bull. Soc. Bot. de France», tome V, 1858, p. 680. Д-р Г. де Фриз обращает внимание (стр. 306) на то, что я в первом издании этой работы просмотрел следующее замечание Моля: «Ухватившись за подпорку, усик через несколько дней начинает завиваться в спираль, которая, раз усик закреплен неподвижно на обоих концах, по необходимости должна итти в некоторых местах направо, а в других налево». Но я не удивляюсь, что это краткое замечание, не сопровождаемое никакими дальнейшими объяснениями, не привлекло моего внимания.

правлении было совершенно такое же, как и в противоположном (с разницей не более, как на один оборот).

Объяснение этой любопытной детали не представляет затруднения. Я не буду останавливаться на геометрических соображениях, но приведу один практический пример. При этом я должен сначала коснуться одного пункта, на котором я почти не останавливался, когда речь шла о вьющихся растениях. Если мы будем держать в левой руке пучок параллельных бечевок, то мы можем вращать их при помощи правой руки, подражая таким образом круговому движению вьющегося растения, и бечевки при этом не закручиваются. Но если мы в то же время будем держать в левой руке палочку в таком положении, чтобы бечевки спирально обвивались вокруг нее,то они неизбежно закрутятся. Поэтому прямая цветная черта, нанесенная вдоль междоузлий вьющегося растения до того, как оно обвилось вокруг подпорки, становится закрученной, или спиральной, после того, как оно обовьется. Я наносил красную линию на прямые междоузлия Humulus, Mikania, Ceropegia, Convolvulus и Phaseolus и видел, как она закручивалась по мере того, как растение обвивалось вокруг колышка. Возможно, что стебли некоторых растений, самопроизвольно вращаясь вокруг собственных осей с надлежащей скоростью и в надлежащем направлении, могут избежать закручивания, но я не наблюдал такого случая.

В вышеприведенном примере параллельные бечевки обвивались вокруг палочки, но это последнее условие отнюдь не необходимо, потому что при завивании в полый сверток (как это можно сделать с узкой эластичной бумажной полоской) было бы неизбежно такое же самое закручивание оси. Следовательно, когда неприкрепленный усик свертывается в спираль, то либо он должен закрутиться по всей своей длине (а этого никогда не случается), либо его свободный конец должен обернуться кругом столько раз, сколько образовалось спиральных оборотов. Едва ли даже было необходимо наблюдать этот факт, но я сделал это, прикрепив к самим концам усиков Echinocystis и *Passiflora quadrangularis* бумажные язычки; оказалось, что по мере того, как усик сокращался, последовательно образуя спиральные обороты, эти язычки медленно кружились.

Теперь мы можем понять, почему спирали неизменно бывают направлены в противоположные стороны у тех усиков, которые, зацепившись за какой-нибудь предмет, оказываются прикрепленными на обоих концах. Предположим, что такой усик образовал тридцать спиральных оборотов, все в одном направлении; это привело бы неизбежно к тому, что усик закрутился бы тридцать раз вокруг своей оси. Такое закручивание не только потребовало бы значительного усилия, но, как мне известно по опыту, заставило бы усик разорваться прежде, чем были бы закончены эти тридцать оборотов. В действительности таких случаев не наблюдается, потому что, как уже сказано, когда усик ухватится за какую-нибудь подпорку и сократится в спираль, то всегда получается одинаковое число оборотов, как в одном направлении, так и в другом, так что закручивание оси в одном направлении вполне уравновешивается ее закручиванием в противоположном направлении. Далее мы можем видеть, откуда является наклонность делать позднейшие обороты в направлении, противоположном первым, будут ли эти последние направлены вправо или влево. Возьмем кусок бечевки и подвесим его, прикрепивши нижний конец к полу; затем (не натягивая бечевки) будем обвивать ею по спиральной линии карандаш, поставленный вертикаль-

но; это вызывает закручивание нижней части бечевки, а когда она достаточно закрутится, то можно будет видеть, как она свертывается в открытую спираль, обороты которой направлены в сторону, противоположную направлению тех оборотов, которые идут вокруг карандаша, вследствие чего между противоположными спиралями получится прямой участок бечевки. Коротко говоря, мы придали нашей бечевке такое же правильное спиральное расположение, какое имеет усик, прикрепленный на обоих концах. Спиральное сокращение обыкновенно начинается на конце, обхватившем подпорку, и первые обороты спирали вызывают закручивание оси усика, которое по необходимости заставляет основную часть изгибаться в спиральную кривую, имеющую противоположное направление. Я не могу удержаться от искушения привести еще один пример, хотя он лишний: когда продавец наматывает ленту для покупателя, он никогда не свертывает ее в одно кольцо, потому что, если бы он сделал это, то лента перекрутилась бы столько раз, сколько было сделано оборотов; он наматывает ее на большой палец и мизинец, в виде цифры восемь, так что лента попеременно делает обороты в противоположных направлениях и вследствие этого не закручивается. То же происходит и с усиками, с тем лишь различием, что они делают несколько последовательных оборотов в одном направлении, а затем такое же число оборотов в противоположном направлении; но и в том, и в другом случае предотвращается закручивание вокруг собственной оси.

Общее заключение о природе и действии усиков

У большинства растений, снабженных усиками, молодые междоузлия совершают круговые движения по более или менее широким эллипсам, подобным тем, которые описываются вьющимися растениями; но если тщательно вычертить эти фигуры, то окажется, что они обыкновенно образуют неправильные эллипсоидальные спирали. Промежуток времени, в течение которого совершается один оборот, колеблется у различных видов между одним и пятью часами и, следовательно, в некоторых случаях бывает меньше, чем у любого вьющегося растения, и никогда не бывает так продолжителен, как у тех многочисленных вьющихся растений, которые употребляют более пяти часов на каждый оборот. Направление движения бывает неодинаково даже у одной и той же растительной особи. Из всех видов Passiflora только у одного междоузлия обладают способностью к круговому движению. Виноградная лоза совершает круговые движения слабее всех растений, которые я наблюдал, и, повидимому, обнаруживает лишь следы былой способности. У Eccremocarpus круговое движение прерывается многочисленными и длинными паузами. Лишь весьма немногие растения, снабженные усиками, могут спирально виться вверх по вертикальным палочкам. Хотя способность к обвиванию у них обыкновенно бывает утрачена, вследствие ли недостаточной гибкости или короткости междоузлий, вследствие ли величины листьев, или, наконец, вследствие другой неизвестной причины, однако круговое движение стебля приносит и им ту пользу, что приводит усики в соприкосновение с окружающими предметами.

Сами усики также обладают самопроизвольным круговым движением. Оно начинается, когда усик еще молод, и сначала бывает медленным. Взрослые усики *Bignonia littoralis* движутся гораздо мед-

леннее междоузлий. Обыкновенно, междоузлия и усики совершают круговые движения одновременно и с одинаковой скоростью. У Cissus, Cobaea и большинства видов Passiflora круговые движения свойственны одним только усикам; в других случаях, как, например, у *Lathyrus aphaca*, движутся лишь междоузлия, увлекая за собой неподвижные усики; и наконец (это четвертый возможный случай), у некоторых растений, как, например, у *Lathyrus grandiflorus* и *Ampelopsis*, ни междоузлия, ни усики не обладают самопроизвольным круговым движением. У большинства видов Bignonia, Eccremocarpus, Mutisia и у Fumariaceae междоузлия, листовые черешки и усики — все одновременно гармонично совершают круговые движения. Во всех случаях жизненные условия должны быть благоприятны, чтобы эти различные части функционировали наиболее совершенным образом.

Усики совершают круговые движения, изгибаясь по всей своей длине, за исключением чувствительного кончика и основания, которые совсем не движутся или движутся очень мало. По своей природе это движение одинаково с круговым движением междоузлий и, как показывают наблюдения Сакса и Г. де Фриза, несомненно зависит от той же самой причины, а именно — от быстрого роста продольной полоски, которая перемещается вокруг усика и последовательно заставляет каждую часть загибаться в противоположную сторону. Поэтому, если начертить линию вдоль поверхности, которая в данный момент оказывается выпуклой, то эта линия появится сначала с одного бока, потом на вогнутой стороне, потом с другого бока и, наконец, снова на выпуклой стороне. Этот опыт может быть проделан лишь над более толстыми усиками, на которые не оказывает действия тоненькая корочка подсохшей краски. Кончики усиков часто слегка изогнуты или крючковаты, и эта часть никогда не изгибается в обратную сторону; в этом отношении они отличаются от кончиков вьющихся побегов, которые не только перегибаются в противоположную сторону или, по крайней мере, периодически распрямляются, но и изгибаются сильнее нижней части. В других же отношениях усик действует так, как будто бы он был одним из нескольких описывающих круги междоузлий, которые движутся все вместе, последовательно загибаясь ко всем точкам окружности. Однако во многих случаях наблюдается то несущественное отличие, что изгибающийся усик отделен от изгибающегося междоузлия негибким листовым черешком. У большинства растений, снабженных усиками, вершина стебля или побега выдается над точкой прикрепления усика и обыкновенно бывает наклонена к одной стороне так, что не стоит на пути круговых оборотов, описываемых усиком. У тех растений, у которых концевой побег недостаточно удален с дороги, — такой случай мы видели у Echinocystis, — усик, как только он в своем круговом движении дойдет до этой точки, становится более напряженным, выпрямляется и, приподнявшись таким образом вертикально, отлично минует препятствие.

Все усики чувствительны, но в различной мере, к прикосновению посторонних предметов и загибаются в ту сторону, которая подверглась прикосновению. У многих растений для искривления усика достаточно одного прикосновения, настолько слабого, чтобы усик, несмотря на свою крайнюю гибкость, едва пошевелился. *Passiflora gracilis* обладает самыми чувствительными усиками, какие я только наблюдал: кусочек платиновой проволоки весом в $^1/_{50}$ грана (1,23 мг), осторожно помещенный на вогнутый кончик, заставил усик изогнуться

крючком; такое же действие оказала и петля из мягкой, тонкой бумажной нити весом в $^1/_{32}$ грана (2,02 мг). Для усиков нескольких других растений были достаточны петли весом в $^1/_{16}$ грана (4,05 мг). Кончик одного усика у *Passiflora gracilis* начал явственно двигаться через 25 секунд после прикосновения; во многих других случаях движение начиналось через 30 секунд. Аза Грей также наблюдал движение через 30 секунд у усиков Sicyos — рода из семейства тыквенных. У некоторых других растений усики начинали двигаться спустя несколько минут после легкого трения, у Dicentra — через полчаса, у Smilax — через час с четвертью или полтора часа, а у Ampelopsis еще позднее. Искривление, вызванное однократным прикосновением, продолжает возрастать в течение значительного промежутка времени, потом останавливается, а спустя несколько часов усик снова разгибается и опять может функционировать. У нескольких видов растений усики, когда их заставляли изгибаться при помощи подвешивания самых незначительных тяжестей, казалось, привыкали к такому легкому раздражению и распрямлялись, как будто бы петли были сняты с них. Совершенно безразлично, какого рода предмета касается усик; замечательное исключение составляет лишь прикосновение других усиков и капель воды, как это показали наблюдения над крайне чувствительными усиками *Passiflora gracilis* и *Echinocystis*. Впрочем, я видел, как усики Bryonia временно обхватывали другие усики, а у виноградной лозы это случается даже часто.

Усики, концы которых постоянно слегка изогнуты, чувствительны лишь на вогнутой поверхности; другие усики, как, например, у Cobaea (хотя они и усажены жесткими крючками, направленными в одну сторону) и у *Cissus discolor*, чувствительны со всех сторон. Поэтому усики последнего растения не изгибаются, если до них дотронуться с одинаковой силой с двух противоположных сторон. У Mutisia чувствительны нижняя и боковые поверхности усиков, но не верхняя. У разветвленных усиков различные веточки действуют одинаково, но у Hanburya боковая шпоровидная веточка (по особым причинам, которые были указаны) [28] становится чувствительной не так скоро, как главная веточка. У большинства усиков нижняя или базальная часть либо совершенно нечувствительна, либо чувствительна лишь к продолжительному прикосновению. Таким образом, мы видим, что чувствительность усиков есть специальная и локализованная способность. Она совершенно не зависит от способности к самопроизвольному круговому движению, потому что завивание концевого участка вследствие прикосновения ничуть не прерывает кругового движения. У *Bignonia unguis* и ее близких сородичей черешки листьев, как и усики, чувствительны к прикосновению.

Вьющиеся растения, придя в соприкосновение с палочкой, неизменно обвиваются вокруг нее в том направлении, в каком совершалось круговое движение; усики же завиваются безразлично как в ту, так и в другую сторону, смотря по тому, какое положение занимает палочка и какая сторона впервые подверглась прикосновению. Обхватывающее движение кончика, повидимому, не равномерно, но волнообразно, или червеобразно, как это можно заключить по любопытному способу, каким усики Echinocystis медленно ползли вокруг гладкой палочки.

Так как усики, за немногими исключениями, самопроизвольно совершают круговые движения, то можно спросить: зачем они одарены чувствительностью? — почему, приходя в соприкосновение с палоч-

кой, они не обвиваются спирально вокруг нее, подобно вьющимся растениям? Одна из причин, быть может, та, что они в большинстве случаев настолько гибки и тонки, что, придя в соприкосновение с каким-либо предметом, почти наверное не удержались бы на месте и продвинулись бы дальше под влиянием кругового движения. Кроме того, чувствительные концы, по моим наблюдениям, не обладают способностью к круговому движению и не могли бы этим способом обвиваться вокруг подпорки. С другой стороны, у вьющихся растений верхушка самопроизвольно изгибается более, чем какая-либо другая часть, и это имеет большое значение для движения растения вверх, как это можно видеть в ветреный день. Возможно, впрочем, что медленное движение базальных, менее гибких частей у некоторых усиков, которые обвиваются вокруг палочек, помещенных на их пути, аналогично движению вьющихся растений. Но я мало занимался этим вопросом, и было бы трудно отличить движение, являющееся следствием крайне притупленной раздражимости, от остановки нижней части, наступающей в то время, как верхняя часть продолжает еще двигаться.

Усики, достигшие трех четвертей полного размера, а, быть может, даже и в более раннем возрасте, только не в самом молодом, обладают способностью описывать круги и обхватывать каждый предмет, до которого они дотронутся. Эти две способности обыкновенно приобретаются приблизительно в одно время, и обе исчезают, когда усик вполне вырастет. Но у Cobaea и у *Passiflora punctata* усики совершенно бесполезно начинают совершать круговые движения еще до того, как сделаются чувствительными. У Echinocystis они сохраняют чувствительность в течение некоторого времени после того, как перестанут совершать круговые движения и опустятся книзу; если бы даже усики в таком положении и были в состоянии обхватить какой-либо предмет, то эта способность была бы бесполезна для поддержания стебля. Редко случается подобным образом открыть что-нибудь излишнее или несовершенное в действии усиков, — органов, столь отлично приспособленных к тем функциям, которые им предназначено отправлять; но мы видим, что они не всегда совершенны, и было бы поспешно предполагать, что любой из существующих усиков достиг крайнего предела совершенства.[29]

У некоторых усиков круговое движение ускоряется или замедляется, смотря по тому, движутся они к свету или от света; другие усики, например у гороха, повидимому, относятся безразлично к действию света; третьи постоянно движутся от света к темноте, и это существенным образом помогает им отыскивать подпорки. Например, усики *Bignonia capreolata* загибаются от света к темноте с такою же безошибочностью, как флюгер поворачивается от ветра. У Eccremocarpus одни только концы усиков закручиваются и поворачиваются таким образом, что приводят более тонкие веточки и крючки в тесное соприкосновение с какой-нибудь темной поверхностью или вводят их в трещины и в дырочки.[30]

За редкими исключениями, усики, зацепившись за какую-нибудь подпорку, спустя короткое время сокращаются в спираль; но о том, как происходит это сокращение и какие важные выгоды получаются при этом, я только что уже говорил и нет никакой нужды повторять еще раз то же самое. Ухватившись за подпорку, усики вскоре сильно утолщаются и становятся более крепкими, а иногда и более долговечными, и притом в поразительной степени; это показывает, как сильно

должны измениться их внутренние ткани. Иногда утолщается и становится крепче главным образом та часть, которая обвилась вокруг подпорки; так, например, я видел, что у одного усика *Bignonia aequinoctialis* эта часть была вдвое более толста и упруга, чем свободная базальная часть.[31] Усики, не зацепившиеся ни за какой предмет, вскоре сморщиваются и увядают, но у некоторых видов Bignonia они отчленяются и отпадают, подобно листьям по осени.

Каждый, кто не наблюдал близко усики различных видов, вероятно, склонен думать, что их действие однообразно. Это и справедливо относительно усиков простейшего рода, которые просто обвиваются вокруг каждого предмета умеренной толщины, каков бы он ни был по своей природе. * Но род Bignonia показывает нам, какое разнообразие функций может существовать у усиков, принадлежащих близко родственным видам. У всех девяти видов, которые я наблюдал, молодые междоузлия энергично совершают круговые движения; усики также совершают круговые движения, но у некоторых видов в очень слабой степени; и, наконец, листовые черешки совершают круговые движения почти у всех видов, хотя с неодинаковой силой. Черешки у трех и усики у всех видов чувствительны к прикосновению. У вида, описанного первым,[32] усики по форме похожи на птичью ногу и не приносят никакой пользы стеблю, когда он спирально поднимается по тонкой вертикальной палочке, но могут крепко обхватывать какой-нибудь прутик или веточку. Когда стебель обвивается вокруг довольно толстого колышка, то используется чувствительность, в легкой степени присущая листовым черешкам, и весь лист вместе с усиком обвивается вокруг него. У *Bignonia unguis* черешки более чувствительны и имеют бóльшую способность к движению, чем предыдущий вид; вместе с усиками они могут обвиваться вокруг тонких вертикальных палочек так, что их невозможно распутать; но стебель вьется не так хорошо. *Bignonia Tweedyana* обладает подобными же способностями, но вдобавок еще выпускает воздушные корешки, которые прикрепляются к дереву. У *Bignonia venusta* усики превращены в длинные трехлапые якоря, которые заметно движутся самопроизвольно; однако черешки утратили свою чувствительность. Стебель этого вида может обвиваться вокруг вертикальной палочки; ему помогают подниматься усики, которые поочередно цепляются за палочку в точках, лежащих несколько выше, и затем спирально сокращаются. У *Bignonia littoralis* усики, листовые черешки и междоузлия — все обладают самопроизвольным круговым движением. Однако стебель не может обвиваться, а взбирается по вертикальным колышкам, обхватывая их в вышележащих точках одновременно обоими усиками, которые затем сокращаются в спираль. Кончики этих усиков развиваются в липкие диски. *Bignonia speciosa* обладает способностями к движению, подобными тем, какие имеются у предыдущего вида, но не в состоянии обвиваться вокруг колышков, хотя и может взбираться по ним, обхватывая их горизонтально одним или обоими неразветвленными усиками. Эти усики постоянно забираются своими заостренными концами в мельчайшие трещинки и дырочки; но так как

* Впрочем, Сакс («Text-Book of Botany», англ. перевод, 1875, стр. 280) указал на то, чего я не заметил, а именно, что усики различных видов приспособлены к обхватыванию подпорок различной толщины. Он указывает далее, что усик, обхватив подпорку, впоследствии сжимает ее еще крепче.

они всегда выдергиваются назад при последующем спиральном сокращении, то эта повадка кажется нам, благодаря недостаточности наших знаний, бесполезной. Наконец, у *Bignonia capreolata* стебель вьется не вполне хорошо, а сильно разветвленные усики совершают круговые движения причудливым образом и загибаются от света к темноте; их крючкообразные концы, даже в незрелом состоянии, забираются в трещинки, а в зрелом — цепляются за каждый маленький выступ [на поверхности подпорки]; в том и другом случае на них развиваются липкие диски, обладающие способностью обволакивать тончайшие волокна.

У близкого рода Eccremocarpus и междоузлия, и листовые черешки, и сильно разветвленные усики одновременно совершают самопроизвольные круговые движения. Усики в целом не отклоняются от света, но их притупленно-крючковатые концы аккуратно располагаются на всякой поверхности, с которой приходят в соприкосновение, повидимому, чтобы избежать света. Они функционируют всего лучше, когда каждая веточка ухватится за несколько тоненьких стебельков, вроде былинок травы, которые они потом стягивают в один плотный пучок с помощью спирального сокращения всех этих веточек. У Cobaea круговые движения совершают одни только изящно разветвленные усики; их веточки оканчиваются острыми, твердыми двойными маленькими крючочками, оба конца которых направлены в одну и ту же сторону и которые при помощи хорошо приноровленных движений поворачиваются ко всякому предмету, с каким придут в соприкосновение. Кончики веточек, кроме того, забираются в темные трещинки и дырочки. Усики и междоузлия Ampelopsis совершенно лишены способности к круговому движению или обладают ею лишь в малой степени; усики мало чувствительны к прикосновению; их крючковатые концы не могут цепляться за тонкие предметы; они даже не обхватывают колышков, если нет крайней нужды в опоре; но они поворачиваются от света к темноте и, приведя свои веточки в соприкосновение с какой-либо более или менее плоской поверхностью, образуют диски. Эти последние, путем выделения какой-то замазки, прикрепляются к стене или даже к полированной поверхности, т. е. достигают того, чего не могут сделать диски *Bignonia capreolata*.

Быстрое развитие этих липких дисков является одной из самых замечательных особенностей, какими только обладают усики. Мы видели, что такие диски образуются у двух видов Bignonia, у Ampelopsis и, по словам Нодэна, * у одного рода тыквенных — *Peponopsis adhaerens*. У Anguria нижняя поверхность усика, после того, как он обовьется вокруг палочки, образует шероховатую клеточную пластинку, которая плотно прилегает к дереву, но не обладает липкостью; а у Hanburya подобная же пластинка липка. Рост таких клеточных разращений зависит (если не считать Haplolophium и одного вида Ampelopsis) от раздражения прикосновением. Единственным в своем роде фактом является то обстоятельство, что три столь различных семейства как Bignoniaceae, Vitaceae и Cucurbitaceae, заключают в себе виды с усиками, обладающими этой замечательной способностью.[33]

Сакс приписывает все движения усиков быстрому росту на стороне, противоположной той, которая становится вогнутой. Эти движения заключаются в круговой нутации, в изгибании к свету или от света и

* «Annales des Sc. Nat. Bot.», 4-me série, tome XII, p. 89.

в сторону, противоположную действию силы тяжести, в перемещении под влиянием прикосновения и в спиральном сокращении. Не соглашаться с этим крупным авторитетом — большая смелость, но я не могу думать, что одно, по крайней мере, из этих движений — изгибание вследствие прикосновения — вызывается указанной причиной.* Во-первых, можно заметить, что нутационное движение настолько отличается от движения, вызываемого прикосновением, что в некоторых случаях эти две способности приобретаются одним и тем же усиком в разные периоды роста, и чувствительная часть усика, повидимому, неспособна к нутации. Одним из главных оснований, заставляющих меня сомневаться в том, что изгибание после прикосновения есть следствие роста, служит необыкновенная быстрота этого движения. Я видел, как кончик одного усика у *Passiflora gracilis* явственно изогнулся спустя 25 секунд после прикосновения к нему, а через 30 секунд это наблюдалось часто; так же ведут себя и более толстые усики Sicyos. Представляется почти невероятным, чтобы их наружные поверхности могли действительно вырасти в длину за такое короткое время, потому что это подразумевало бы прочное изменение в строении. Кроме того, рост, с этой точки зрения, должен быть значителен, потому что, если прикосновение было грубым, кончик через две-три минуты свертывается в спираль из нескольких оборотов.

Когда самый кончик усика у Echinocystis зацеплялся за гладкую палочку, то по прошествии немногих часов он обвивался (как это описано на стр. 114) дважды или трижды вокруг нее, повидимому, с помощью волнообразного движения. Сначала я приписал это движение росту наружной стороны; поэтому я нанес на нее черные метки и измерил промежутки между ними, но этим путем мне не удалось обнаружить никакого прироста в длину. Отсюда представляется вероятным, что в этом случае, как и в других, изгибание усика вследствие прикосновения зависит от сокращения клеточек вдоль вогнутой стороны. Сам Сакс допускает,** что «если рост всего усика во время соприкосновения с подпоркой незначителен, то на выпуклой стороне, правда, наблюдается заметное ускорение роста, но зато на вогнутой поверхности обыкновенно нет никакого удлинения, и даже может произойти *укорочение*; у усика Cucurbita это сокращение достигало почти одной трети первоначальной длины». В последующем изложении Сакс, повидимому, несколько затрудняется объяснить этого рода укорочение. Однако не следует предполагать, на основании предшествующих замечаний, будто я после ознакомления с наблюдениями де Фриза сомневаюсь в том, что наружная, вытянутая сторона прикрепившихся усиков в дальнейшем увеличивается в длину под влиянием роста. Подобное увеличение представляется мне вполне совместимым с тем, что первоначально движение не зависит от роста. Почему осторожное прикосновение должно вызывать сокращение одной стороны усика, мы знаем столь

* Мне пришло на мысль, что, быть может, анестезирующие вещества неодинаково влияют на нутационное движение и на перемещение, вызываемое прикосновением, подобно тому, как это было доказано Полем Бером относительно движений сна и движений, вызываемых прикосновением у мимозы. Я делал опыты с обыкновенным горохом и *Passiflora gracilis*, но мне удалось только заметить, что ни на то, ни на другое движение не оказало влияния полуторачасовое действие большой дозы серного эфира. В этом отношении названные растения представляют удивительный контраст с Drosera [росянкой], что, несомненно, зависит от присутствия у этого последнего растения поглощающих железок.

** «Text-Book of Botany», 1875, p. 779.

же мало, как и то, почему оно,— если держаться точки зрения Сакса,— должно вести к необычайно быстрому росту противоположной стороны. Главным или даже единственным основанием, заставляющим думать, что изгиб усика от прикосновения вызывается быстрым ростом, служит, повидимому, то, что усики утрачивают чувствительность и способность к движению, достигнув полной длины; но этот факт понятен, если принять во внимание, что все функции усика приспособлены к тому, чтобы подтягивать кверху, к свету, концевой растущий побег. Получило ли бы растение какую-либо пользу, если бы старые, вполне взрослые усики, отходящие от нижней части побега, сохраняли способность обхватывать подпорку? Это было бы совершенно бесполезно, а мы видели у усиков достаточно примеров точного приспособления и экономии в средствах, чтобы чувствовать уверенность в том, что они будут приобретать раздражимость и способность обхватывать подпорки в надлежащем возрасте,— именно, в юности, — и не станут без пользы сохранять эту способность, перейдя надлежащий возраст.[34]

ГЛАВА V

РАСТЕНИЯ, ЛАЗЯЩИЕ С ПОМОЩЬЮ КРЮЧКОВ И КОРНЕЙ. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Растения, лазящие с помощью крючков или просто стелющиеся по другим растениям. — Растения, лазящие с помощью корней; выделение липкого вещества корешками. — Общие заключения относительно лазящих растений и стадий их развития.

Растения, лазящие с помощью крючков. — В своих вступительных замечаниях я указал, что, кроме двух первых больших классов лазящих растений, а именно — тех, которые обвиваются вокруг подпорки, и тех, которые одарены раздражимостью, позволяющей им прикрепляться к посторонним предметам посредством листовых черешков или усиков,[35] существуют два других класса: растения, лазящие при помощи крючков и лазящие при помощи корней. Кроме того, многие растения, как заметил Фриц Мюллер, * лазят или карабкаются вверх по кустарнику еще более простым способом, без помощи каких-либо специальных приспособлений, если не считать того, что их главные побеги обыкновенно бывают длинны и гибки. Впрочем, на основании того, что будет сообщено дальше, можно предполагать, что эти побеги в некоторых случаях имеют наклонность избегать света.[36] Немногочисленные растения, лазящие посредством крючков, которые я наблюдал, а именно *Galium aparine*, *Rubus australis* и некоторые лазящие розы совершенно не обладают способностью к самопроизвольному круговому движению. Если бы они обладали этой способностью и были в состоянии виться, их следовало бы отнести к классу вьющихся растений, потому что некоторые из этих последних также снабжены колючками или крючками, помогающими им взбираться вверх. Так, например, хмель, растение вьющееся, имеет загнутые назад крючки, такие же большие, как у *Galium;* у некоторых других вьющихся растений имеются крепкие загнутые назад волоски, а у *Dipladenia* при основаниях листьев находится по кружку тупых колючек. Среди растений с усиками я видел только одно, а именно — *Smilax aspera*, снабженное загнутыми назад колючками; но они встречаются у нескольких растений южной Бразилии и Цейлона, лазящих с помощью вет-

* «Journal of Linn. Soc.», vol. IX, p. 348. Профессор Г. Иегер удачно заметил («In Sachen Darwin's, insbesondere contra Wigand», 1874, стр. 106), что для лазящих растений весьма характерно то, что они образуют тонкие, длинные и гибкие стебли. Он замечает далее, что виды, растущие под другими, более высокими растениями, т. е. под деревьями, естественно принадлежат к числу тех, которые имеют наклонность превращаться в лазящие растения; и так как такие растения стремятся к свету и не сильно раскачиваются ветром, то они и обладают наклонностью производить длинные, тонкие и гибкие побеги.

вей, которые постепенно переходят в настоящие усики.[37] Небольшое число растений может, повидимому, лазить только с помощью своих крючков и, однако, делает это очень успешно, как, например, некоторые пальмы Старого и Нового Света. Даже некоторые лазящие розы могут взбираться на стены высоких домов, если последние покрыты трельяжем. Каким образом это достигается, я не знаю; когда я поместил одну такую розу в горшке на окно, ее молодые побеги неправильно загибались днем к свету, а ночью от света, подобно побегам любого обыкновенного растения, так что нелегко понять, каким образом они могут забираться за трельяж, к самой стене.*

Растения, лазящие с помощью корней. — К этому классу принадлежат многие, отлично лазящие растения. Одним из наиболее замечательных является *Marcgravia umbellata*, стебель которой в тропических лесах Южной Америки, как сообщает мне м-р Спрас, растет, прижимаясь к стволам деревьев и принимая курьезную уплощенную форму; местами он пускает прицепки (корешки), которые прикрепляются к стволу и, если последний тонок, совершенно обхватывают его. Добравшись до света, это растение образует ветви, уже не прикрепляющиеся к опоре, с округлыми стеблями, усаженными остроконечными листьями; последние удивительно резко отличаются по внешнему виду от тех, которые образуются на стебле все время, пока он остается прикрепленным. Такое же поразительное различие между листьями я наблюдал у одного экземпляра *Marcgravia dubia* в своей теплице. Поскольку мне приходилось наблюдать, растения-корнелазы, например плющ (*Hedera helix*), *Ficus repens* и *Ficus barbatus*, совершенно лишены способности к движению, даже от света к темноте. Как уже было указано раньше, *Hoya carnosa* (Asclepiadaceae) — спирально вьющееся растение и в то же время прикрепляется посредством корешков даже к ровной стене. *Bignonia Tweedyana* — растение, снабженное усиками, — выпускает корешки, которые загибаются полукругом и прикрепляются к тонким палочкам. *Tecoma radicans* (Bignoniaceae), находящаяся в близком родстве со многими видами, самопроизвольно совершающими круговые движения, лазит посредством корешков; тем не менее ее молодые побеги, повидимому, движутся в большей степени, чем это можно приписать изменяющемуся влиянию света.

Я наблюдал близко лишь немного растений, лазящих посредством корней, но могу сообщить один любопытный факт. *Ficus repens* лазит по стенам совершенно как плющ, и, если заставлять молодые корешки слегка прижиматься к кусочкам стекла, они приблизительно через неделю, как это я наблюдал несколько раз, выделяют маленькие капельки прозрачной жидкости, совершенно не похожей на млечный сок, выступающий из пораненных мест. Эта жидкость слегка вязка, но не может вытягиваться в нити. Она обладает замечательным свойством не скоро высыхать; так, одна капля, величиною приблизительно в половину булавочной головки, была слегка размазана по стеклу,

* Профессор Аза Грей, повидимому, разъяснил этот трудный вопрос в своей рецензии на настоящую книгу «American Journal of Science», vol. XI, Sept. 1865, p. 282). Он заметил, что сильные летние побеги мичиганской розы (*Rosa setigera*) имеют большую склонность забираться в темные щели и вообще подальше от света, так что они почти наверняка должны проникать под трельяж. Он прибавляет, что боковые побеги, образовавшиеся следующей весной, высовывались из-под трельяжа наружу, так как стремились к свету.[38]

и я насыпал на нее несколько мелких песчинок. Это стекло было оставлено непокрытым в выдвижном ящике; погода была жаркая и сухая и, если бы на месте этой жидкости была вода, она, конечно, высохла бы через несколько минут; но капля осталась жидкой в течение 128 дней, облекая кругом каждую песчинку; сколько еще времени она оставалась бы в таком виде, я не могу сказать. Некоторые другие корешки были оставлены в соприкосновении со стеклом дней на десять или на две недели, и капли выделенной жидкости несколько увеличились в размерах и сделались настолько вязкими, что их можно было вытягивать в нити. Еще другие корешки были оставлены в соприкосновении со стеклом на двадцать три дня, и они прочно пристали к нему. Отсюда мы можем заключить, что корешки сначала выделяют слегка вязкую жидкость, потом всасывают часть воды (потому что мы видели, что жидкость не высыхает сама собою), и в конце концов остается клейкое вещество (цемент). Если корешки отодрать от стекла, то на нем остаются частички желтоватого вещества, которые отчасти растворялись в капле сернистого углерода, причем эта крайне летучая жидкость становилась гораздо менее летучей под влиянием вещества, которое она растворила.

Так как сернистый углерод обладает сильной способностью размягчать затверделый каучук, то я на короткое время погрузил в него несколько корешков, взятых с растения, росшего вверх по оштукатуренной стене, и тогда я нашел несколько крайне тонких нитей прозрачного, невязкого и необычайно эластичного вещества, совершенно схожего с каучуком, которые были прикреплены к двум рядам корешков на одной и той же ветви. Эти нити одним концом отходили от коры корешка, а другим прочно прикреплялись к частичкам песка и известки со стены. Никакой ошибки в этом наблюдении произойти не могло, так как я долгое время доставлял себе удовольствие, растягивая эти нити при помощи препаровальных игол под микроскопом и предоставляя им опять сокращаться. Однако я неоднократно наблюдал другие корешки, подвергнутые подобной же обработке, и мне больше ни разу не удалось найти эти эластические нити. Поэтому я заключаю, что упомянутая ветка, должно быть, слегка отодвинулась от стены в критический период, когда выделенная жидкость начала подсыхать вследствие всасывания растением ее водянистых составных частей. Род Ficus изобилует каучуком, и на основании только что приведенных фактов мы можем заключить, что это вещество, сначала находящееся в растворе, а в конце концов превращающееся в неэластический цемент,* утилизируется названным фикусом (*Ficus repens*) с целью прикрепления корешков к поверхности, по которой он взбирается вверх. Выделяют ли какой-нибудь цемент другие растения, лазящие с помощью своих корешков, я не знаю, но корешки плюща, помещенные так, чтобы они прикасались к стеклу, едва-едва прикреплялись к нему, хотя и выделяли немного желтоватого вещества. Могу прибавить, что корешки *Marcgravia dubia* могут прочно прикрепляться к гладкому крашеному дереву.

Vanilla aromatica пускает воздушные корни в один фут длиною,

* М-р Спиллер показал недавно («Chemical Society», Feb. 16, 1865) в статье об окислении каучука, что это вещество, подвергнутое действию воздуха в сильно измельченном состоянии, постепенно превращается в хрупкое, смолообразное вещество, очень похожее на шеллак.

которые обращены прямо вниз к земле. По словам Моля (стр. 49), они забираются в трещины и, наткнувшись на какую-нибудь тонкую подпорку, обвиваются вокруг нее наподобие усиков. Одно растение, находившееся у меня, было молодо и образовало еще недлинные корни; но когда я привел их в соприкосновение с тонкими колышками, они определенно изогнулись немного в сторону этих последних приблизительно по истечении суток и прикрепились к дереву своими корешками; однако они не обогнули вполне колышки и затем стали продолжать свой путь вниз. Вероятно, эти легкие передвижения корешков зависят от более быстрого роста на стороне, обращенной к свету, по сравнению с другой стороной, а не от того, что эти корни чувствительны к прикосновению подобно настоящим усикам. По словам Моля, корешки некоторых видов Lycopodium [плауна] функционируют, как усики.*

Заключительные замечания о лазящих растениях

Растения становятся лазящими, как можно предполагать, для того, чтобы добраться до света и выставить обширную поверхность своей листвы под его действие и под действие открытого воздуха. Это достигается лазящими растениями с удивительно малой затратой органического вещества, по сравнению с деревьями, которым приходится поддерживать бремя тяжелых ветвей при помощи массивного ствола. Отсюда, без сомнения, и получается то, что во всех частях света существует так много лазящих растений, принадлежащих к столь различным отрядам. Эти растения были разделены на четыре класса,[40] не считая тех видов, которые просто стелются по кустарнику без помощи каких-либо специальных приспособлений. Из всех лазящих растений наименее успешно делают это те, которые цепляются посредством крючков, по крайней мере, в наших умеренных странах: они могут лазить только среди тесно переплетающихся масс растительности. Растения, лазящие посредством корней, превосходно приспособлены к тому, чтобы взбираться по обнаженным поверхностям скал или по стволам деревьев; однако, лазая по этим последним, они бывают вынуждены долго оставаться в тени; они не могут перебираться с ветви на ветвь и таким образом покрыть всю вершину дерева, потому что их корешки требуют продолжительного и тесного соприкосновения с неподвижной подпоркой для того, чтобы прикрепиться к ней. Два обширных класса — вьющиеся растения и растения с чувствительными органами, а именно, лазящие с помощью листьев и снабженные усиками, взятые вместе, далеко превосходят численностью и совершенством своего механизма лазящие растения первых двух классов. Те растения, которые обладают способностью к самопроизвольному круговому движению и к обхватыванию предметов, с которыми они при-

* Фриц Мюллер сообщает мне, что он видел в лесах южной Бразилии многочисленные черные тяжи от нескольких линий и почти до одного дюйма в поперечнике, спирально обвивавшие стволы гигантских деревьев. С первого взгляда он подумал, что это стебли вьющихся растений, которые таким образом взбираются вверх по деревьям; но потом он обнаружил, что это воздушные корни одного филодендрона, который рос вверху, на ветвях дерева. Следовательно, эти корни, повидимому, являются настоящими вьющимися органами, хотя они пользуются своей способностью для того, чтобы спускаться, а не взбираться, как это делают вьющиеся растения. Воздушные корни некоторых других видов филодендрона свешиваются вертикально вниз иногда на длину свыше пятидесяти футов. [39]

ходят в соприкосновение, легко перебираются с ветки на ветку и уверенно странствуют по обширной, освещенной солнцем, поверхности.

Отделы, заключающие в себе растения вьющиеся, лазящие с помощью листьев и снабженные усиками, до известной степени постепенно переходят друг в друга и почти все обладают одной и той же замечательной способностью к самопроизвольному круговому движению. Можно задать вопрос, указывают ли эти постепенные переходы на то, что растения, принадлежащие к одному отделу, действительно перешли, или могут перейти, с течением веков, от одного состояния к другому? Приобрело ли бы, например, свое настоящее строение какое-либо из растений, снабженных усиками, без того, чтобы оно существовало в предшествующие времена в виде растения, лазящего посредством листьев или вьющегося? Если мы рассмотрим только растения, лазящие с помощью листьев, то сама собою явится мысль, что они первоначально были вьющимися растениями. У всех у них без исключения междоузлия совершают круговые движения совершенно так же, как у вьющихся видов; некоторые из них вьются еще хорошо, а многие другие — несовершенным образом. Несколько родов растений, лазящих посредством листьев, весьма близки к другим родам, представители которых просто вьются. Следует заметить также, что присутствие листьев, обладающих чувствительными черешками, а следовательно и способностью обхватывать предметы, принесло бы сравнительно мало пользы растениям, если бы оно не соединялось с круговым движением междоузлий, с помощью которого листья приводятся в соприкосновение с подпоркой, хотя, как заметил профессор Иегер, ползучие растения, без сомнения, могут опираться своими листьями на другие растения. С другой стороны, достаточно одних только совершающих круговые движения междоузлий, чтобы растение было способно лазить без помощи каких-либо других средств; таким образом, представляется вероятным, что растения, лазящие посредством листьев, были в большинстве случаев сначала вьющимися растениями, а потом приобрели способность обхватывать подпорки; а это, как мы сейчас увидим, является крупным добавочным преимуществом.

По аналогичным причинам представляется вероятным, что и все растения с усиками первоначально были вьющимися, т. е. являются потомками растений, обладавших этой способностью или повадкой. Так, у большинства [растений с усиками] междоузлия совершают круговые движения, а у некоторых немногих видов гибкий стебель еще сохраняет способность обвиваться по спиральной линии вокруг вертикальных колышков. Растения с усиками подверглись гораздо бо̀льшим изменениям, чем лазящие с помощью листьев; поэтому неудивительно, что их предполагаемая первоначальная способность совершать круговые движения и виться утрачивалась и видоизменялась чаще, чем у растений, лазящих посредством листьев. Особенно явственно произошла эта утрата в трех больших семействах растений, снабженных усиками, а именно у Cucurbitaceae, Passifloraceae и Vitaceae. В первом из этих семейств междоузлия совершают круговые движения, но я не слыхал ни об одной вьющейся форме, за исключением *Momordica balsamina* (согласно Пальму, стр. 29 и 52), да и она вьется несовершенно. В двух других семействах, насколько мне известно, нет ни одного вьющегося растения, и междоузлия здесь редко обладают способностью к круговому движению, которая имеется только у усиков. Впрочем, у *Passiflora gracilis* междоузлия обладают этой способностью в совершенстве,

а у обыкновенной виноградной лозы — в неполной мере; таким образом, некоторые представители всех более крупных групп растений, снабженных усиками, сохранили по крайней мере следы предполагаемой первоначальной повадки.

Став на эту точку зрения, можно задать вопрос: почему виды, которые первоначально были вьющимися растениями, превратились в столь многих группах в растения, лазящие посредством листьев или усиков? Какую выгоду это принесло им? Почему они не остались простыми вьющимися растениями? Мы можем найти несколько причин. Для растения могло быть выгодно приобрести более толстый стебель с короткими междоузлиями, несущими многочисленные или крупные листья, а такие стебли плохо приспособлены к завиванию. Каждый, кто посмотрит на вьющиеся растения во время ветреной погоды, увидит, что они легко отрываются ветром от своих подпорок; не так обстоит дело у растений с усиками или лазящих посредством листьев: они быстро и крепко обхватывают свою подпорку при помощи иного рода движения, которое оказывается гораздо более успешным. Наблюдая растения, которые еще вьются, но в то же время обладают усиками или чувствительными черешками, каковы, например, некоторые виды Bignonia, Clematis и Tropaeolum, легко можно заметить, что они несравненно лучше цепляются за вертикальные колышки, чем простые вьющиеся растения. Усики, обладая этой способностью обхватывать подпорку, могут быть длинными и тонкими, так что на их образование тратится мало органического вещества, и, однако, они описывают обширные круги в поисках подпорки. Растения, снабженные усиками, с самого начала их развития могут взобраться по наружным ветвям какого-нибудь соседнего кустарника и таким образом они всегда в полной мере освещены; напротив, вьющиеся растения лучше всего приспособлены к тому, чтобы взбираться по голым стеблям, и обыкновенно им приходится начинать свой путь в тени. В высоких и густых тропических лесах вьющиеся растения, вероятно, могут преуспевать лучше, чем большинство видов с усиками, но бо́льшая часть вьющихся растений, по крайней мере, в наших умеренных странах, не может взбираться по толстым стволам по самой природе своего кругового движения; между тем для растений с усиками это возможно, если древесные стволы разветвляются или несут тоненькие веточки, а для некоторых видов это возможно даже и в том случае, если кора ствола морщинистая.

Преимущество, достигаемое лазанием, заключается в том, что растение добирается до света и открытого воздуха с возможно меньшей затратой органического вещества; между тем у вьющихся растений стебель гораздо длинней, чем это безусловно необходимо; так, например, я измерил стебель одного экземпляра турецких бобов, взобравшегося ровно на два фута в вышину: он имел в длину три фута; с другой стороны, у одного экземпляра гороха, взобравшегося на такую же высоту с помощью своих усиков, стебель был лишь немного длинней, чем та высота, до которой он добрался. Что эта экономия в длине стебля действительно выгодна лазящему растению, я заключаю из того, что виды, которые вьются и в то же время пользуются помощью обхватывающих черешков или усиков, обыкновенно образуют более раздвинутые спирали, чем простые вьющиеся растения. Кроме того, растения, пользующиеся такого рода вспомогательными средствами, сделав один или два оборота в одну сторону, обыкновенно поднимаются

на некоторое расстояние в прямом направлении и затем переменяют направление своих спиральных оборотов. Посредством этого они при той же длине стебля взбираются на значительно бо́льшую высоту, чем это было бы возможно иначе; и они делают это вполне безопасно, так как прикрепляются через известные промежутки с помощью своих обхватывающих черешков или усиков.

Мы видели, что усики представляют собой различные органы в видоизмененном состоянии, а именно — листья, цветоножки, ветви и, быть может, прилистники. Что касается листьев, то доказательства их превращения в усики обильны. У молодых экземпляров бигнонии нижние листья часто остаются совершенно неизмененными, между тем как у верхних — концевые листочки превращены в вполне развитые усики; у Eccremocarpus я видел, как единственная боковая веточка одного усика была замещена вполне развитым листочком; с другой стороны, у *Vicia sativa* вместо листочков часто образуются веточки усика; можно было бы привести много и других подобных примеров. Но тот, кто верит в медленное изменение видов, не удовольствуется одним определением гомологической природы разного рода усиков; он пожелает узнать, насколько возможно, те действительные переходы, посредством которых листья, цветоножки и пр. вполне изменили свои функции и дошли до того, что стали служить лишь хватательными органами.

Для всей группы растений, лазящих посредством листьев, было дано много доказательств того, что орган, еще исполняющий функции листа, может сделаться чувствительным к прикосновению и таким образом получить способность к обхватыванию соседних предметов. У некоторых растений в этой группе настоящие листья самопроизвольно совершают круговые движения, а их черешки, обхватив подпорку, утолщаются и становятся более крепкими. Таким образом, мы видим, что листья могут приобретать все главнейшие характерные свойства усиков, а именно — чувствительность, самопроизвольное движение, а потом и бо́льшую крепость. Если бы их пластинки или отгибы исчезли, то они образовали бы настоящие усики. И действительно, мы можем проследить шаг за шагом этот процесс исчезновения, кончая той стадией, когда уже не остается ни следа первоначальной природы усика. У *Mutisia clematis* усики формой и цветом очень напоминают черешки обыкновенных листьев, вместе со средними жилками листочков, но следы листовой пластинки иногда еще сохраняются. У четырех родов Fumariaceae мы можем проследить весь этот процесс превращения. Концевые листочки *Fumaria officinalis*, лазящей с помощью листьев, не меньше других листочков; у *Adlumia cirrhosa*, также лазящей посредством листьев, они сильно уменьшились в размерах; у *Corydalis claviculata* (растения, которое безразлично можно назвать и лазящим посредством листьев, и лазящим с помощью усиков) они или уменьшены до микроскопических размеров, или же их пластинки совершенно исчезли, так что это растение действительно находится в переходном состоянии; и, наконец, у Dicentra усики имеют уже вполне типичные свойства. Следовательно, если бы мы могли одновременно видеть всех предков Dicentra, мы почти несомненно увидели бы ряд растений, подобный тому, который представляют нам вышеупомянутые три рода. У *Tropaeolum tricolorum* мы имеем другого рода переход: первые листья, образующиеся на молодых стеблях, совершенно лишены пластинок и должны быть названы усиками, между тем как листья, образующиеся

позже, имеют хорошо развитые пластинки. Во всяком случае, приобретение чувствительности средними жилками листьев, повидимому, стоит в какой-то тесной связи с исчезновением их пластинок, или отгибов.

С изложенной здесь точки зрения растения, лазящие с помощью листьев, первоначально были вьющимися, а растения, снабженные усиками (если эти последние образовались путем видоизменения листьев), первоначально были растениями, лазящими с помощью листьев. Следовательно, эти последние занимают промежуточное положение между растениями вьющимися и снабженными усиками и должны находиться в родстве с теми и другими. Это так и есть; так, различные, лазящие с помощью листьев, виды [семейства] Antirrhineae и [родов] Solanum, Cocculus и Gloriosa имеют в пределах одного и того же семейства и даже в пределах одного рода вьющихся сородичей. В роде Mikania есть виды, лазящие посредством листьев и вьющиеся. Лазящие с помощью листьев виды Clematis очень близко родственны снабженной усиками Naravelia. Fumariaceae заключают в себе весьма близкие роды, из которых одни лазят посредством листьев, а другие с помощью усиков. Наконец, один вид Bignonia одновременно лазит с помощью листьев и с помощью усиков, а другие близко родственные виды — вьющиеся растения.

Другой род усиков представляет собою видоизмененные цветоносы. В этом случае мы также наблюдаем много интересных переходных состояний. Обыкновенная виноградная лоза (не говоря уже о Cardiospermum) представляет нам всевозможные переходы между вполне развитым усиком и цветоносом, покрытым цветами, но снабженным одной веточкой, которая образует цветочный усик. Когда этот последний сам несет несколько цветов, что, мы знаем, иногда случается, и в то же время еще сохраняет способность обхватывать подпорку, то мы имеем в нем первоначальное состояние всех тех усиков, которые образовались путем видоизменения цветоносов.

По мнению Моля и других ученых, некоторые усики представляют собой видоизмененные ветви; я лично не наблюдал ни одного такого случая и ничего не знаю о переходных стадиях этого видоизменения, но они подробно описаны Фрицем Мюллером. Род Lophospermum также показывает нам, каким образом мог совершиться такой переход: его ветви самопроизвольно совершают круговые движения и чувствительны к прикосновению. Следовательно, если бы листья исчезли на некоторых ветвях Lophospermum, то эти ветви превратились бы в настоящие усики. И нет ничего невероятного в том, что только некоторые ветви видоизменялись таким образом, между тем как другие оставались неизмененными: мы видели, что у некоторых разновидностей Phaseolus на одном и том же экземпляре растения одни ветви тонки, гибки и вьются, между тем как другие мало гибки и не имеют способности виться.

Если мы будем допытываться, каким образом листовой черешок, ветка или цветонос сделались впервые чувствительными к прикосновению и приобрели способность изгибаться по направлению к затронутой стороне, мы не получим никакого определенного ответа. Тем не менее, заслуживает большого внимания одно наблюдение Гофмейстера,* а именно, что в молодом возрасте побеги и листья всех расте-

* Цитировано Коном в его замечательной статье «Kontraktile Gewebe im Pflanzenreiche», «Abhandl. der Schlesischen Gesellsch.», 1861, Heft 1, S. 35.

ний движутся после сотрясения. Как мы видели, Кернер также находит, что у многих растений цветоножки, если их слегка потрясти или потереть, загибаются в соответствующую сторону.[41] А как раз молодые листовые черешки и усики, какова бы ни была их гомологическая природа, движутся после прикосновения к ним. Таким образом, лазящие растения, повидимому, использовали и усовершенствовали широко распространенную, но зачаточную способность, которая, насколько мы можем видеть, не приносит никакой пользы обыкновенным растениям. Если мы далее поставим вопрос, каким образом стебли, листовые черешки, усики и цветоножки лазящих растений впервые приобрели способность к самопроизвольному круговому движению или, говоря точнее, способность последовательно наклоняться ко всем точкам окружности, мы опять оказываемся вынужденными умолчать или, самое большее, можем только заметить, что способность двигаться самопроизвольно или под влиянием различных раздражителей гораздо чаще встречается у растений, чем это обычно предполагают те, кто не занимался внимательно этим предметом. Я привел один замечательный пример, а именно *Maurandia semperflorens*, у которой молодые цветоножки самопроизвольно совершают круговые движения, описывая очень маленькие круги, и после легкого трения изгибаются в затронутую сторону; однако названное растение несомненно не извлекает выгод из обеих этих слабо развитых способностей. Тщательное исследование других молодых растений, вероятно, обнаружило бы легкие самопроизвольные движения в их стеблях, черешках или цветоножках, а равно и чувствительность к прикосновению. * По крайней мере, мы видим, что вышеупомянутая Maurandia могла бы путем незначительного усиления способностей, которыми она уже обладает, сначала достигнуть того, чтобы обхватывать подпорку своими цветоножками, а затем, путем исчезновения некоторых из ее цветков (как у Vitis и Cardiospermum) приобрести вполне развитые усики.

Есть еще один интересный пункт, заслуживающий внимания. Мы видели, что некоторые усики ведут свое происхождение от видоизмененных листьев, а другие — от видоизмененных цветоносов, так что одни из них по своей природе листовые, а другие — осевые органы. Поэтому можно было бы ожидать, что они будут несколько отличаться друг от друга по своим функциям. Но этого нет. Напротив, они представляют полнейшее тождество в различных своих характерных способностях. Усики того и другого рода самопроизвольно совершают круговые движения с одинаковой приблизительно скоростью. Те и другие, если до них дотронуться, быстро загибаются в ту сторону, которая подверглась прикосновению, а потом оправляются и оказываются способными снова функционировать. У тех и других чувствительность сосредоточена только на одной стороне или распределена кругом всего усика. Те и другие притягиваются или отталкиваются светом. Это последнее свойство можно видеть и в листовых усиках *Bignonia capreolata*, и в осевых усиках *Ampelopsis*. Кончики усиков

* Как я теперь узнал, уже и раньше было известно, что подобные слабые самопроизвольные движения можно наблюдать, например, у цветоносных стеблей *Brassica napus* и у листьев многих растений: Sachs, «Text-Book of Botany», 1875, pp. 766, 785. Кроме того, Фриц Мюллер показал относительно занимающего нас вопроса («Jenaische Zeitschrift», Bd. V, Heft 2, p. 133), что у одного вида Alisma и у одного вида Linum молодые стебли постоянно совершают слабые движения по направлению ко всем точкам окружности, подобно стеблям лазящих растений.

у обоих этих растений, прикоснувшись к подпорке, расширяются в диски, которые вначале бывают липки вследствие выделения какого-то цемента. Усики того и другого рода, вскоре после того, как ухватятся за подпорку, стягиваются в спираль и затем становятся гораздо более толстыми и крепкими. Если мы прибавим к этим различным пунктам тождества еще и тот факт, что листовые черешки *Solanum jasminoides*, обхватив подпорку, приобретают один из самых характерных признаков оси, а именно — замкнутое кольцо древесных сосудов, то мы едва ли избежим вопроса: может ли различие между листовыми и осевыми органами быть столь существенным, как это обыкновенно думают? *

Мы попытались проследить некоторые из стадий генезиса лазящих растений. Но можно ожидать, что во время бесконечных колебаний жизненных условий, которым подвергались все организованные существа, некоторые лазящие растения могли утратить привычку лазить. Мы имеем такой случай в вышеприведенных примерах некоторых южноафриканских растений, принадлежащих к большим семействам вьющихся растений, которые никогда не вьются на своей родине, но опять приобретают эту способность, когда их разводят в Англии. У лазящего с помощью листьев *Clematis flammula* и у снабженной усиками виноградной лозы мы видим не утрату способности лазить, но лишь остаток способности к круговому движению, которая необходима всем вьющимся растениям, а у большинства лазящих растений столь часто встречается и столь выгодна им. У *Tecoma radicans*, растения, принадлежащего к семейству Bignoniaceae, мы видим последние сомнительные следы способности к круговому движению.

Что касается исчезновения усиков, то некоторые культурные разновидности *Cucurbita pepo* [тыквы], по словам Нодэна, ** либо совсем утрачивают эти органы, либо имеют их в полууродливом виде. В своей ограниченной практике я натолкнулся лишь на один бесспорный пример естественного исчезновения усиков, а именно — у обыкновенных бобов. Все же другие виды Vicia, как я полагаю, имеют усики; но обыкновенные бобы достаточно крепки, чтобы поддерживать собственный стебель, и у этого вида на конце листового черешка, где по аналогии должен был бы находиться усик, торчит небольшая заостренная нить, длиною около трети дюйма, которая, повидимому, представляет собою рудимент усика. Это заключение тем более вероятно, что подобные же рудименты иногда можно наблюдать на молодых и нездоровых экземплярах других растений, снабженных усиками. У бобов эти нити не всегда имеют одинаковую форму, что очень часто бывает с рудиментарными органами: они либо цилиндрические, либо листовидные, либо имеют глубокий желобок на верхней поверхности. Они не сохранили ни следа способности к круговому движению. Интересно, что многие из этих нитей, когда они имеют листовидную форму, несут на своих нижних поверхностях железки темного цвета, подобные тем, которые находятся на прилистниках, и выделяющие сладковатую жидкость; следовательно, эти рудименты использованы [растением], хотя и в слабой степени.

* М-р Герберт Спенсер недавно доказывал весьма настойчиво («Principles of Biology», 1865, p. 37 et seq.), что нет никакого существенного различия между листовыми и осевыми органами у растений.

** «Annales des Sc. Nat., 4-me série, Bot.», tome VI, 1856, p. 31.

Нелишним будет привести и другой аналогичный, хотя и гипотетический случай. Почти все виды *Lathyrus* обладают усиками, но *Lathyrus nissolia* лишен их. Это растение имеет листья, которые должны поражать каждого, кто обратит на них внимание, потому что они совершенно не похожи на листья всех обыкновенных мотыльковых растений и скорее напоминают те же органы у злаков. У другого вида, *Lathyrus aphaca*, листья заменены усиками, которые не очень высоко развиты (потому что они не разветвлены и не обладают способностью к самопроизвольному круговому движению), а функцию листьев принимают на себя крупные прилистники. Если мы теперь предположим, что усики у *Lathyrus aphaca* сделались плоскими и листовидными, подобно маленьким рудиментарным усикам бобов, а большие прилистники в то же время уменьшились в размерах вследствие того, что в них уже нет более нужды, то мы получим точную копию *Lathyrus nissolia*, и оригинальные листья этого растения сразу станут понятны нам.

Чтобы подвести итог изложенным взглядам на происхождение растений с усиками, можно прибавить, что *Lathyrus nissolia*, вероятно, произошел от растения, которое первоначально было вьющимся; потом оно сделалось листолазом, а затем его листья постепенно превратились в усики, причем прилистники сильно увеличились в размерах по закону компенсации. * [42] По прошествии известного времени усики утратили свои веточки и сделались простыми; потом они потеряли способность к круговому движению (в этом состоянии они напоминали усики существующего вида, *Lathyrus aphaca*) и, наконец, утратив способность цепляться и приобретя листовидную форму, они уже не могли бы более называться прежним именем. На этой последней стадии (соответствующей существующему *Lathyrus nissolia*) бывшие усики должны были снова взять на себя первоначальную функцию листьев, а прилистники, недавно столь сильно развитые, — уменьшиться в размерах, так как надобность в них уже миновала. Если виды изменяются с течением веков, как это признают теперь почти все натуралисты,[43] то мы можем заключить, что *Lathyrus nissolia* претерпел целый ряд изменений, до некоторой степени подобных тем, которые здесь указаны.

Самый интересный пункт в естественной истории лазящих растений представляют различного рода движения, которые они совершают в явном соотношении с их нуждами. [44] Самые разнообразные органы — стебли, ветви, цветоносы, листовые черешки, средние жилки листа и листочков и даже, повидимому, воздушные корни — все обладают этой способностью.

Первое действие усика заключается в том, что он принимает надлежащее положение. Так, например, усик Cobaea сначала поднимается вертикально вверх, причем его веточки раздвинуты, а крючки на их концах обращены наружу; в то же время молодой побег на верхушке стебля наклонен к одной стороне так, чтобы не быть на дороге усика. С другой стороны, молодые листья Clematis, приготовляясь функционировать, временно загибаются книзу, чтобы служить в качестве якорей.

* Мокен Тандон («Eléments de Tératologie», 1841, p. 156) приводит в пример один уродливый экземпляр бобов, у которого внезапно получилась компенсация этого рода; листья совершенно исчезли, а прилистники выросли до необычайных размеров.

Во-вторых, когда вьющееся растение или усик приходят в наклонное положение под влиянием какого-нибудь случайного обстоятельства, они вскоре загибаются кверху, даже в том случае, когда они изолированы от света. Направляющим стимулом в этом случае, без сомнения, служит действие силы тяжести, как это показал Эндрью Найт относительно прорастающих растений. Если поместить побег какого-нибудь обыкновенного растения в темноте, поставив его в наклонном положении в стакан с водой, то верхушка через несколько часов загнется кверху, а если затем перевернуть побег [верхней стороной вниз], то наклоненный книзу побег перегнется в обратную сторону; но если проделать то же с горизонтальным побегом [усом] земляники, который не имеет наклонности расти вверх, то он загнется книзу, по направлению действия силы тяжести, а не в противоположную сторону. То же обыкновенно происходит и с вьющимися побегами *Hibbertia dentata*, которая лазит в боковом направлении, перебираясь с куста на куст: эти побеги, будучи помещены в наклонном книзу положении, обнаруживают мало стремления загибаться кверху или даже совсем его не обнаруживают.

В-третьих, лазящие растения, подобно другим растениям, изгибаются к свету при помощи движения, весьма сходного с тем искривлением, с помощью которого они совершают круговые движения,[45] так что их круговое движение часто ускоряется или замедляется, смотря по тому, перемещаются ли они к свету или от света. С другой стороны, в редких случаях, усики загибаются к темной стороне.[46]

В-четвертых, мы имеем самопроизвольное круговое движение, которое не зависит от какого-либо внешнего раздражения, но связано с молодостью и здоровым состоянием органа, которое в свою очередь зависит от надлежащей температуры и других благоприятных жизненных условий.[47]

В-пятых, усики, какова бы ни была их гомологическая природа, листовые черешки или кончики листьев у растений-листолазов и, повидимому, некоторые корни, — все обладают способностью двигаться под влиянием прикосновения и быстро загибаться в ту сторону, которая ему подверглась. Нередко для этого достаточно крайне легкого надавливания. Если оно не очень продолжительно, то соответствующая часть потом выпрямляется и снова может изгибаться после прикосновения.

В-шестых, наконец, усики, обхватив подпорку, вскоре сокращаются в спираль, чего, однако, не происходит, если их искривление было только временным. Если усики не придут в соприкосновение с каким-либо предметом, то они, в конце концов, все же сокращаются в спираль после того, как перестанут совершать круговые движения; но в этом случае сокращение не приносит никакой пользы и наступает лишь по прошествии значительного промежутка времени.

Что касается тех средств, с помощью которых совершаются эти различные движения, то исследования Сакса и Г. де Фриза почти не оставляют сомнения в том, что они зависят от неравномерного роста; но по причинам, уже указанным мною, я не могу представить себе, что это объяснение применимо к быстрым движениям, вызываемым осторожным прикосновением.[48]

Наконец, лазящие растения настолько многочисленны, что представляют заметную черту растительного царства, особенно в тропических лесах. Америка, которая по замечанию м-ра Бэтса, столь

богата животными, обитающими на деревьях, точно так же, согласно Молю и Пальму, изобилует и лазящими растениями; и среди растений с усиками, которые я исследовал, наиболее высоко развитыми видами являются уроженцы этого большого материка, а именно — различные виды Bignonia, Eccremocarpus, Cobaea и Ampelopsis. [49] Но даже в чащах наших умеренных стран число лазящих видов и особей оказывается значительным, если сосчитать их. Они принадлежат ко многим и притом весьма различным отрядам. Чтобы получить некоторое, хотя бы грубое, представление об их распределении в различных растительных группах, я, пользуясь списками, данными Молем и Пальмом (несколько растений я прибавил и сам, а компетентный ботаник, без сомнения, мог бы присоединить к ним еще много других), отметил все те семейства в «Vegetable Kingdom» («Растительном царстве») Линдли, которые заключают в себе растения вьющиеся, лазящие посредством листьев и лазящие с помощью усиков. Линдли подразделяет явнобрачные растения на пятьдесят девять отрядов; [50] из них не менее сорока пяти заключают в себе лазящие растения вышеупомянутых типов, за исключением тех, которые лазят с помощью крючков и корней. К ним можно прибавить еще немногие тайнобрачные растения. Если мы примем во внимание, как далеко отстоят друг от друга в этом ряду указанные растения, а также учтем, что в некоторых из самых обширных, резко очерченных семейств, каковы Compositae [сложноцветные], Rubiaceae [мареновые], Scrophulariaceae [норичниковые], Liliaceae [лилейные] и пр., способностью лазить обладают виды лишь двух или трех родов, то само собой напрашивается заключение, что способность к круговому движению, которой обусловливается лазание большинства растений, присуща, хотя бы и в неразвитом состоянии, почти всем представителям растительного царства.

Часто высказывалось неточное утверждение, что растения отличаются от животных отсутствием способности к движению. Скорее следовало бы сказать, что растения приобретают и проявляют эту способность лишь тогда, когда она приносит им какую-нибудь выгоду, а это случается сравнительно редко, так как они прикреплены к почве, и пища приносится им воздухом и дождем. Рассматривая какое-нибудь из наиболее совершенных растений, лазящих с помощью усиков, мы видим, насколько высоко может подняться растение по органической лестнице. Сначала оно располагает свои усики, готовясь к действию, подобно тому, как полип располагает свои щупальца. Если усик сместится, то на него оказывает действие сила тяжести, и он приподнимается. Он испытывает влияние света и загибается к нему или от него, или совсем не реагирует на него, смотря по тому, что для него наиболее выгодно. В течение нескольких дней усики или междоузлия, или те и другие, самопроизвольно и безостановочно совершают круговые движения. Усик натыкается на какой-нибудь предмет и быстро обвивает и крепко обхватывает его. Спустя несколько часов он сокращается в спираль, подтягивая стебель кверху и образуя превосходную пружину. Теперь все движения прекращаются. Ткани усика, разрастаясь, вскоре становятся удивительно крепкими и долговечными. Усик сделал свое дело, и сделал его великолепно. [51]

СПОСОБНОСТЬ К ДВИЖЕНИЮ У РАСТЕНИЙ



ЧАРЛЗА ДАРВИНА

ДОКТОРА НАУК

ЧЛЕНА КОРОЛЕВСКОГО ОБЩЕСТВА

В СОТРУДНИЧЕСТВЕ С

ФРЕНСИСОМ ДАРВИНОМ

✲

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА VIII

Видоизмененная круговая нутация: движения, возбуждаемые светом

ГЛАВА IX

Чувствительность растений к свету: передача его действия

ГЛАВА X

Видоизмененная круговая нутация: движения, вызываемые силой притяжения

ГЛАВА XI

Локализация чувствительности к силе тяжести и передача ее действия

ГЛАВА XII

Краткий обзор и заключительные замечания

THE

POWER OF MOVEMENT

IN

PLANTS.

BY CHARLES DARWIN, LL.D., F.R.S.

ASSISTED BY

FRANCIS DARWIN.

WITH ILLUSTRATIONS.

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1880.

Титульный лист первого издания работы Дарвина «Способность к движению у растений».

ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Главный предмет этой книги — описание и объединение в одно целое некоторых больших групп явлений движения, свойственных почти всем растениям. Наиболее широко распространенное движение имеет в сущности такой же характер, как и движение стебля лазящего растения, которое нагибается последовательно ко всем точкам окружности, так что кончик его производит круговое движение. Это движение было названо Саксом «вращательной нутацией», но мы нашли значительно более удобным пользоваться терминами *круговая нутация* и *нутировать по кругу*. Так как нам предстоит много говорить об этом движении, то будет полезно вкратце описать его здесь. Если мы будем наблюдать за круговой нутацией какого-либо стебля, который в данный момент согнут, положим, к северу, то найдем, что он постепенно все более и более нагибается к востоку, пока не повернется полностью на восток; далее он движется таким же образом на юг, затем на запад и, наконец, снова на север. Если бы движение было вполне правильным, то верхушка описала бы круг, или вернее — круговую спираль, так как стебель все это время растет вверх. Но обычно она описывает неправильные эллиптические или овальные фигуры, ибо, отклонившись в одном каком-либо направлении, верхушка стебля обыкновенно движется обратно, в противоположную сторону, не возвращаясь, однако, по той же линии. Затем последовательно описываются другие неправильные эллипсы или овалы, большие оси которых направлены к различным точкам окружности. Описывая такие фигуры, верхушка часто движется зигзагами или же делает небольшие дополнительные петли или треугольники. При движении листьев эллипсы обычно бывают узки.

Еще недавно причиной всех таких движений считали усиленный рост той стороны, которая на время становится выпуклой; было твердо установлено, что эта сторона временно растет более быстро, нежели вогнутая; но де Фриз недавно показал, что такой усиленный рост наступает после предшествующего ему увеличения тургора выпуклой стороны. * В том случае, когда части растения снабжены так называемыми сочленениями или подушечками, состоящими из скопления маленьких клеток, которые перестали увеличиваться в размерах в очень

* Сакс первый указал («Lehrbuch» etc., 4 изд., стр. 452) на близкую связь между тургором и ростом. Интересную статью де Фриза «Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe» см. в «Bot. Zeitung», Dec. 19, 1870, стр. 830.

раннем возрасте, мы встречаемся с такими же движениями, и здесь, как показал Пфеффер* и как мы увидим из этого сочинения, увеличение тургора клеток на противоположных сторонах не сопровождается усиленным ростом. Визнер оспаривает в отношении некоторых случаев правильность вывода де Фриза о тургоре и утверждает,** что увеличение растяжимости клеточных стенок играет более важную роль. Что усилению тургора должно сопутствовать увеличение растяжимости для того, чтобы орган мог согнуться, — очевидно, и на этом настаивали многие ботаники; у одноклеточных растений это должно иметь еще большее значение. В общем, мы можем теперь сделать вывод, что усиленный рост, сперва на одной стороне и затем на другой, представляет собой вторичное явление и что увеличение тургора клеток, вместе с растяжимостью их стенок, есть первичная причина движений типа круговой нутации.*** [52]

В дальнейшем изложении будет показано, что, повидимому, каждая растущая часть каждого растения непрерывно совершает круговые нутации, хотя часто и в незначительной степени. Даже стебли проростков, прежде чем они пробьются на поверхность, равно как и их находящиеся в почве корешки, нутируют по кругу, поскольку позволяет давление окружающей земли. В этом повсеместно распространенном движении мы имеем основу или фундамент всех разнообразных движений, приобретенных растениями в соответствии с их потребностями. Таким образом, большие колебания стеблей вьющихся растений и усиков других лазящих растений возникают только в результате увеличения амплитуды обычного движения типа круговой нутации. Положение, которое в конце концов принимают молодые листья и другие органы, достигается путем круговой нутации, усиленной в одном каком-либо направлении. О листьях различных растений говорят, что они спят ночью, и из дальнейшего будет видно, что их пластинки принимают тогда, посредством видоизмененной круговой нутации, вертикальное положение, чтобы защитить свои верхние поверхности от охлаждения вследствие радиации. Движения различных органов к свету, столь обычные в растительном царстве, а иногда от света или в поперечном направлении к нему, во всех случаях являются видоизмененными формами круговой нутации, так же, как не менее распространенные движения стеблей и пр. — к зениту, а корней — к центру земли. В соответствии с этими выводами частично устраняется значительная трудность, связанная с проблемой развития, ибо мог бы быть поставлен вопрос, как впервые возникли все эти разнообразные движения растений, приспособленные к самым различным целям? В настоящий момент мы знаем, что движение происходит постоянно и что только его размах или направление, или и то и другое вместе, должны видоизменяться для пользы растения соответственно внутренним и внешним стимулам.

На ряду с описанием различных видоизмененных форм круговой нутации, будут подвергнуты обсуждению некоторые другие вопросы.

* «Die periodischen Bewegungen der Blattorgane», 1875.

** «Untersuchungen über den Heliotropismus», «Sitzb. der K. Akad. der Wissenschaft.» (Wien), Jan. 1880.

*** См. превосходное обсуждение этого запутанного вопроса, данное м-ром Винсом («Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg», B. II, S. 142—143, 1878). Наблюдения Гофмейстера («Jahresschrifte des Vereins für Vaterl. Naturkunde in Würtemberg», 1874, S. 211) над интересными движениями у Spirogyra, растения, состоящего из одного только ряда клеток, ценны в связи с этим вопросом.

Больше всего нас интересовали два вопроса: во-первых, тот факт, что у некоторых проростков только крайняя верхняя часть чувствительна к свету и проводит влияние последнего в ниже расположенную зону, заставляя ее изгибаться. Поэтому, если верхнюю часть полностью защитить от света, то нижнюю можно освещать часами, и все-таки не произойдет ни малейшего изгиба, хотя последний быстро наступил бы, если бы верхняя часть была подвергнута действию света. Во-вторых, кончик корешков у проростков чувствителен к различным влияниям, особенно к очень слабому надавливанию, и, подвергнувшись такому воздействию, передает раздражение в вышележащую зону, заставляя ее изгибаться в сторону, противоположную давлению. С другой стороны, если кончик подвергается одностороннему воздействию паров воды, то вышележащая часть корня изгибается в направлении к последним. Далее, тот же кончик, как установил Цесельский, хотя другие это отрицают, обладает чувствительностью к действию силы тяжести и, путем передачи раздражения, заставляет прилегающие участки корешка изгибаться в направлении к центру земли. Эти различные случаи действия прикосновения и ряда других раздражителей — пара, света и силы тяжести.— проводимого из места раздражения на некоторое небольшое расстояние вдоль соответствующего органа, имеют большое значение для теории всех таких движений.

Терминология. — Здесь необходимо дать краткое объяснение некоторых терминов, которыми мы будем пользоваться. У проростков стебель, который поддерживает *семядоли* (т. е. органы, представляющие собою первые листья), многие ботаники называют подсемядольным коленом, но для краткости мы будем говорить о нем только как о *гипокотиле*; стебель непосредственно над семядолями мы будем называть *эпикотилем*, или *перышком* (plumula). *Корешок* можно отличить от гипокотиля только по присутствию корневых волосков и по характеру его покрова. Значение слова *круговая нутация* уже было объяснено. Некоторые авторы говорят о положительном и отрицательном гелиотропизме, * т. е. об изгибании органа в направлении к свету или в сторону от него; но гораздо удобнее обозначать словом *гелиотропизм* только изгибание в направлении к свету, а движение в противоположную сторону называть *афелиотропизмом*. Есть и другое основание для такой замены терминов, ибо, как мы заметили, некоторые авторы иногда опускают прилагательные *положительный* и *отрицательный* и таким образом вносят путаницу в свои рассуждения. *Диагелиотропизм* обозначает положение более или менее поперечное к направлению света и им же вызванное. Равным образом положительный геотропизм, или изгибание по направлению к центру земли, мы будем называть *геотропизмом*; *апогеотропизм* будет обозначать изгибание в сторону, противоположную действию силы тяжести, или от центра земли, а *диагеотропизм* — положение более или менее поперечное к радиусу земли. Слова гелиотропизм и геотропизм собственно означают процесс движения по отношению к свету или к земле; но подобно тому, как тяготение, хотя и определяемое как «действие стремления к центру», часто применяется для обозначения причины падения тела, так может иногда оказаться удобным употребить выражения гелиотропизм и геотропизм и пр. для обозначения причины соответствующих движений.

Термин *эпинастия* теперь часто употребляется в Германии и означает, что верхняя сторона какого-либо органа растет быстрее нижней и таким обра-

* Весьма удачные термины гелиотропизм и геотропизм были впервые применены д-ром А. Б. Франком: см. его замечательные «Beiträge zur Pflanzenphysiologie», 1868.

зом заставляет его изгибаться вниз. *Гипонастия*, наоборот, означает более быстрый рост нижней стороны, вызывающий изгиб органа вверх.*

Методы наблюдения. — Движения различных органов, которые мы наблюдали, иногда очень небольшие, иногда же значительные по величине, зарисовывались по способу, который после многих опытов мы нашли наилучшим и который должен быть здесь описан. Растения, растущие в горшках, были защищены от света полностью, или же освещались сверху, или с одной стороны, как этого требовал опыт, и покрывались большой горизонтальной стеклянной пластинкой сверху и такой же вертикальной с одной какой-либо стороны. Стеклянная нить, не толще лошадиного волоса и длиною от четверти до трех четвертей дюйма, прикреплялась к органу, над которым велись наблюдения, при помощи шеллака, растворенного в алкоголе. Мы оставляли раствор испаряться,·пока он не становился таким густым, что затвердевал в течение 2—3 секунд. Он никогда не повреждал тканей, даже если его прикладывали к кончикам нежных корешков. На конце стеклянной нити был укреплен чрезвычайно маленький шарик черного сургуча, ниже или позади которого на палке, воткнутой в землю, находился кусок картона с черной точкой. Вес нитки был так ничтожен, что даже малые листья не гнулись заметно под ее тяжестью. Другой метод наблюдения, применявшийся в случаях, когда не было потребности в большом увеличении движения, вскоре также будет описан. Шарик и точка на картоне визировались через горизонтальную или вертикальную стеклянную пластинку (соответственно положению объекта), и когда первый в точности совпадал со второю, на стеклянной пластинке ставилась точка при помощи тонко заостренной палочки, обмокнутой в густую тушь. Следующие точки наносились через короткие промежутки времени и все они затем соединялись прямыми линиями. Зарисованные таким образом фигуры имели вид ломаных линий; однако если бы точки отмечались через каждые 1 или 2 минуты, то линии более приближались бы к кривым, как это имело место в тех случаях, когда корешки сами зарисовывали свой путь на закопченных стеклянных пластинках. Аккуратно отмечать точки было единственной трудностью и требовало некоторой практики. Этого нельзя было сделать вполне точно, когда движение было сильно увеличено, примерно раз в 30 и больше; но даже в этом случае общий ход движения передавался правильно. Для проверки точности описанного метода наблюдения нить прикреплялась к неживому объекту, который затем передвигали по прямой линии, причем на стеклянной пластинке несколько раз отмечались точки; после их соединения должна была получиться совершенно прямая линия, и линия действительно была очень близка к прямой. Можно добавить, что когда точка на картоне находилась на полдюйма ниже или позади шарика из сургуча, а стеклянная пластинка (предполагая, что она была соответственно изогнута) помещалась с противоположной стороны на расстоянии 7 дюймов (обычное расстояние), то рисунок представлял движение шарика увеличенным в 15 раз.

Когда не было потребности в большом увеличении движения, мы следовали другому, и в некоторых отношениях лучшему, методу наблюдения. Он заключался в том, что на двух концах приклеенной к растению стеклянной нити укреплялись два маленьких треугольника из тонкой бумаги, около $^{1}/_{20}$ дюйма высотою; и когда их вершины находились на одной прямой, покрывая друг друга, то на стеклянной пластинке отмечались точки, по способу, указанному выше. Если мы предположим, что стеклянная пластинка находится на расстоянии 7 дюймов от конца ростка, несущего нить, то соединение точек даст приблизительно ту самую фигуру, какую дала бы нить в 7 дюймов длиною, обмокнутая в чернила, прикрепленная к движущемуся ростку и записываю,

* Эти термины применяются в том смысле, который придал им де Фриз, «Würzburg. Arbeiten», Heft II, 1872, S.252.

щая на пластинке свой собственный путь. Таким образом, движение значительно увеличивается; если бы, например, изгибался росток длиною в один дюйм, и стеклянная пластинка находилась на расстоянии 7 дюймов, то движение было бы увеличено в 8 раз. Было бы, однако, очень трудно установить каждый раз, какова длина изогнувшейся части ростка, а это необходимо для установления степени, в которой увеличено движение.

После того как на стеклянных пластинках были отмечены точки одним из указанных выше методов, они копировались на прозрачной бумаге и соединялись сплошными линиями со стрелками, указывающими направление движения. Ночные движения представлены прерывистыми прямыми линиями. Как можно видеть из диаграмм, первая точка всегда делалась больше других, чтобы привлечь к ней внимание. Фигуры на стеклянных пластинках часто были вычерчены в масштабе, слишком большом для воспроизведения на страницах этой книги, и в соответствующих местах всегда указывается, во сколько раз они уменьшены. * Где только можно было, хотя бы приблизительно указывается, во сколько раз увеличено движение. Может быть, мы ввели чрезмерное количество диаграмм, но они занимают меньше места, чем подробное описание движений. Почти все рисунки спящих растений и др. были тщательно выполнены для нас м-ром Джорджем Дарвином.

Так как стебли, листья и пр., нутируя по кругу, изгибаются все более и более, сначала в одном направлении, а затем в другом, то по необходимости их приходилось наблюдать в различные моменты в более или менее косом положении, и так как точки были отмечены на плоской поверхности, то видимый итог движения является преувеличенным соответственно углу, под которым наблюдался объект. Поэтому, было бы гораздо лучше пользоваться полусферическими стеклами, если бы мы имели стекла разной величины и если бы изгибающаяся часть ростка явственно вращалась и могла быть помещена таким образом, чтобы составить один из радиусов сферы. Однако даже в этом случае было бы в конце концов необходимо спроектировать фигуры на бумагу, так что достичь полной точности было бы невозможно. Так как наши фигуры, вследствие указанных выше причин, несколько искажены, то они не могут быть полезны тому, кто хотел бы знать истинный итог движения и проследить в точности пройденный путь; однако они превосходно служат для установления того, двигался ли орган вообще, или нет, а также для выяснения общего характера движения.

В последующих главах описаны движения значительного числа растений; виды расположены согласно системе, принятой Гукером в «Descriptive Botany» Лемаý и Деkеня. Тому, кто сам не занимается изучением настоящего предмета, нет надобности читать все детали, которые, однако, мы нашли целесообразным поместить. Чтобы избавить читателя от лишнего труда, выводы и наиболее важные разделы напечатаны более крупным шрифтом, чем другие части. Читатель может, если сочтет это удобным, прочесть сначала последнюю главу, заключающую резюме всей книги; тогда он увидит, какие пункты его интересуют и относительно чего он желал бы получить подробное доказательство.

Наконец, мы с удовольствием выражаем нашу искреннюю благодарность сэру Джозефу Гукеру и м-ру У. Тизелтон Дайеру за их большую любезность, выразившуюся в присылке нам растений не только из Кью, но и из других мест, когда они требовались для наших наблюдений, а также за определение многих видов растений и за ряд сведений по различным вопросам.

* Мы весьма обязаны м-ру Куперу за тщательность, с которою он уменьшил и выгравировал наши диаграммы.

ГЛАВА I

КРУГОВЫЕ НУТАЦИОННЫЕ ДВИЖЕНИЯ ПРОРОСТКОВ

Brassica oleracea, круговая нутация корешка, согнутого гипокотиля, находящегося еще в почве, гипокотиля, выходящего на поверхность и выпрямляющегося, и гипокотиля выпрямившегося. — Круговая нутация семядолей. — Скорость движения. — Аналогичные наблюдения над различными органами видов Githago, Gossypium, Oxalis, Tropaeolum, Citrus, Aesculus, различных родов Leguminosae и Cucurbitaceae, видов Opuntia, Helianthus, Primula, Cyclamen, Stapelia, Cerinthe, Nolana, Solanum, Beta, Ricinus, Quercus, Corylus, Pinus, Cycas, Canna, Allium, Asparagus, Phalaris, Zea, Avena, Nephrodium и Selaginella.

Эта глава посвящена круговым нутационным движениям корешков, гипокотилей и семядолей проростков, а в случаях, когда семядоли не выходят на поверхность, движениям эпикотиля. В одной из следующих глав нам придется возвратиться к движениям некоторых семядолей, которые спят ночью.

Brassica oleracea (Cruciferae). — В этом случае движения будут описаны более подробно, чем в других, ибо в конечном счете таким образом можно будет сберечь место и время.

Корешок. — Семя с корешком, выступавшим на 0,05 дюйма, было прикреплено шеллаком к небольшой цинковой пластинке таким образом, что корешок стоял вертикально; затем при его основании, т. е. вблизи семенной кожуры, была укреплена тонкая стеклянная нить. Семя было окружено небольшими кусочками влажной губки, и в течение шестидесяти часов зарисовывалось движение шарика, находившегося на конце нити (рис. 1). За это время корешок увеличился в длину с 0,05 до 0,11 дюйма. Если бы нить вначале была прикреплена вблизи верхушки корешка и если бы она могла оставаться там все время, отмеченное движение было бы гораздо более значительным, ибо под конец наших наблюдений верхушка уже не занимала вертикального положения, а геотропически изогнулась книзу и почти касалась цинковой пластинки. Насколько мы могли приблизительно установить путем измерений при помощи циркуля на других семенах, влияние геотропизма испытывает только верхушка, длиною всего от $^2/_{100}$ до $^3/_{100}$ дюйма. Но, как показывает рисунок, базальная часть корешка продолжала все время неравномерно нутировать по кругу. Действительное наибольшее отклонение шарика на конце нити составляло приблизительно 0,05 дюйма, однако, в какой степени движение корешка увеличивалось нитью, имевшею около $^3/_4$ дюйма в длину, определить было невозможно.

Такие же наблюдения были проведены над другим, соответственно подготовленным семенем, но в этом случае корешок выступал на 0,1 дюйма и был укреплен в положении, не вполне вертикальном. Нить была прикреплена у самого его основания. Чертеж (рис. 2, уменьшено вдвое) показывает движение от 9 часов утра 31 января до 7 часов утра 2 февраля; но и в течение всего 2 февраля

нить продолжала двигаться в том же общем направлении и так же зигзагообразно. Так как в момент прикрепления нити корешок стоял не вполне вертикально, то геотропизм сразу же проявил свое действие; но неправильный зигзагообразный ход показывает наличие роста (которому, вероятно, предшествовало увеличение тургора) то на одной, то на другой стороне. Иногда шарик около часа оставался неподвижным, и тогда, вероятно, рост происходил на стороне, противоположной той, которая обусловливала геотропический изгиб. В первом из описанных случаев базальная часть весьма короткого корешка в виду того, что он был направлен вертикально вверх, вначале очень слабо испытывала действие геотропизма. В двух других случаях нити были прикреплены к более длинным корешкам, выдававшимся наклонно из семян, перевернутых верхней стороною вниз; в этих случаях линии, зарисованные на горизонтальных стеклянных пластинках, были лишь слегка зигзагообразны, и под влиянием геотропизма движение всегда происходило в одном и том же общем направлении. Все эти наблюдения подвержены влиянию нескольких источников ошибок, но, на основании данных о движениях корешков других растений, которые будут указаны в дальнейшем, мы полагаем, что они в значительной мере заслуживают доверия.

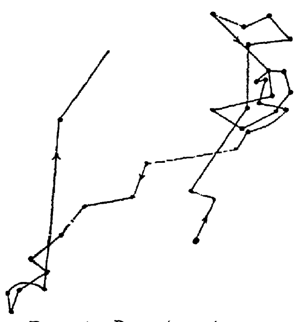


Рис. 1. *Brassica oleracea*

Круговая нутация корешка, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 9 часов утра 31 января до 9 часов вечера 2 февраля. Движение шарика на конце нити увеличено приблизительно в 40 раз.

Гипокотиль. — Гипокотиль пробивается через кожуру семени в виде прямоугольного выступа, который быстро вырастает в дугу, подобную латинской букве U, перевернутой основанием вверх ∩, причем семядоли остаются еще заключенными внутри семени. В каком бы положении семя ни было положено в землю или укреплено как-либо иначе, оба колена дуги изгибаются вверх вследствие апогеотропизма и таким образом поднимаются вертикально над поверхностью почвы. Как только это произошло, или даже раньше, внутренняя, или вогнутая, поверхность дуги начинает расти более быстро, чем верхняя, или выпуклая; это приводит к расхождению обоих колен и способствует освобождению семядолей из находящейся в земле семенной кожуры. В результате роста всей дуги семядоли в конце концов выносятся на поверхность почвы, даже с значительной глубины, после чего гипокотиль быстро выпрямляется вследствие усиленного роста вогнутой стороны.

Рис. 2. *Brassica oleracea*

Круговое нутационное и геотропическое движение корешка, зарисованное на горизонтальной стеклянной пластинке, в течение 46 часов.

Даже находясь еще в земле, дугообразный или согнутый вдвое гипокотиль нутирует по кругу, насколько это позволяет ему давление окружающей почвы; однако наблюдать это трудно, ибо, как только дуга освобождается от давления с боков, обе половины ее начинают расходиться, даже в очень раннем возрасте, прежде чем дуга могла бы достигнуть поверхности естественным образом. Семена проращивались на поверхности влажной земли, и после того как они укреплялись своими корешками, а гипокотиль, который до того времени был лишь слегка согнут,

становился приблизительно вертикальным, вблизи основания базального колена (т. е. колена, соединенного с корешком) в двух случаях была прикреплена стеклянная нить, и ее движения зарисовывались в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке. В результате, вследствие раннего расхождения двух освобожденных теперь от давления колен, получались длинные линии, проходившие почти в плоскости вертикальной дуги. Но так как эти линии были зигзагообразны, что указывает на боковое движение, то, очевидно, дуга, выпрямляясь путем роста вдоль своей внутренней или вогнутой поверхности, должна была нутировать по кругу.

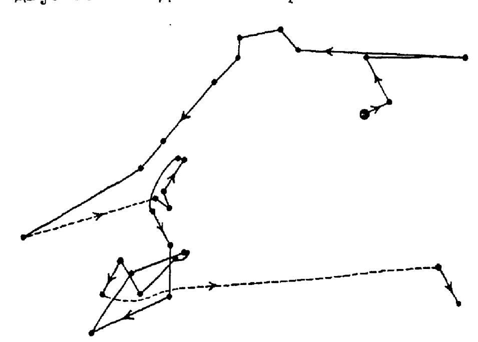


Рис. 3. *Brassica oleracea*

Круговое нутационное движение находящегося в земле и дугообразно изогнутого гипокотиля (слабо освещенного сверху), зарисованное на горизонтальной стеклянной пластинке в течение 45 часов. Движение шарика на нити увеличено приблизительно в 25 раз и здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Несколько иной метод наблюдения состоял в следующем: как только земля с семенами в горшке начинала давать трещины, поверхностный слой частично удалялся до глубины 0,2 дюйма, и к базальному колену находившегося в земле и согнутого гипокотиля, как раз над верхней частью корешка, прикреплялась нить. Семядоли были еще почти целиком заключены внутри треснувших во многих местах семенных покровов; затем они снова прикрывались влажной, легко пристающей почвой, которая при этом довольно плотно утрамбовывалась. Движение нити зарисовывалось (рис. 3) от 11 часов утра 5 февраля до 8 часов утра 7 февраля. За этот период семядоли вышли из-под утрамбованной земли на поверхность, однако верхняя часть гипокотиля еще составляла с нижней частью почти прямой угол. Чертеж показывает, что дугообразный гипокотиль в этом раннем возрасте имеет тенденцию к неправильному круговому нутированию. В первый день более сильное движение на рисунке справа налево происходило не в плоскости вертикального и согнутого гипокотиля, а под прямым углом к ней, или в плоскости двух семядолей, которые находились еще в тесном соприкосновении. Базальное колено дуги к тому времени, когда к ней прикрепили нить, было уже значительно изогнуто назад, или в сторону от семядолей; если бы нить была прикреплена прежде, чем произошел этот изгиб, главное движение было бы направлено под прямым углом к движению, показанному на рисунке. Другой раз нить была прикреплена к находившемуся в земле гипокотилю того же возраста, и его движение имело в общем тот же характер, однако зарисованная линия оказалась менее сложной. К вечеру второго дня этот гипокотиль почти целиком выпрямился, и семядоли вышли из почвы на поверхность.

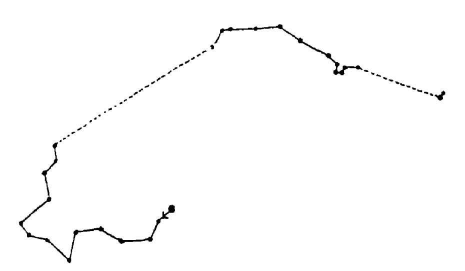


Рис. 4. *Brassica oleracea*

Круговое нутационное движение находящегося в почве и дугообразно изогнутого гипокотиля, оба колена которого связаны вместе, зарисованное на горизонтальной стеклянной пластинке в течение $33^1/_2$ часов. Движение шарика на нити увеличено примерно в 26 раз и здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Еще до упомянутых выше наблюдений несколько дугообразно согнутых гипокотилей, находившихся на глубине четверти дюйма, были освобождены из-под окружавшей их земли, и, чтобы избежать немедленного расхождения обоих колен дуги, эти последние были связаны тонкой шелковинкой. Это было сделано отчасти для того, чтобы выяснить, как долго гипокотиль будет продолжать движение, находясь в согнутом состоянии, и будет ли его движение, не маскируемое и не нарушаемое процессом выпрямления, представлять собою круговую нутацию. Вначале нить была прикреплена к базальному колену согнутого дугою гипокотиля чуть выше начала корешка. Семядоли были еще частично заключены внутри семенных покровов. Движение зарисовывалось (рис. 4) от 9 часов 20 минут утра 23 декабря до 6 часов 45 минут утра 25 декабря. Несомненно, естественное движение было значительно нарушено тем, что оба колена были связаны; но мы видим, что оно было отчетливо зигзагообразно, сначала в одном и затем почти в противоположном направлении. После 3 часов дня 24-го согнутый гипокотиль иногда продолжительное время оставался неподвижным, и если двигался, то значительно медленнее, чем прежде. Поэтому утром 25-го стеклянная нить была снята с основания базального колена и прикреплена горизонтально на верхушке дуги, которая, вследствие того, что оба колена ее были связаны, разрастаясь, стала широкой и почти плоской. После этого движение зарисовывалось в течение 23 часов (рис. 5), и мы видим, что оно было еще зигзагообразно, а это указывает на тенденцию к круговому нутированию. Основание базального колена к этому времени почти совершенно перестало двигаться.

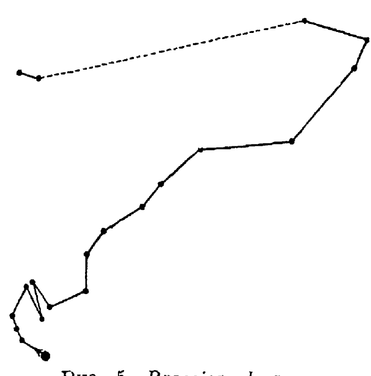


Рис. 5. *Brassica oleracea*

Круговое нутационное движение верхушки дуги находящегося в земле и дугообразно согнутого гипокотиля, оба колена которого связаны вместе, зарисованное на горизонтальной стеклянной пластинке в течение 23 часов. Движение шарика на нити увеличено примерно в 58 раз и здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Как только семядоли естественным образом выйдут на поверхность почвы и гипокотиль выпрямится путем роста на внутренней, или вогнутой, поверхности, не остается никаких препятствий для свободного движения частей; нутирование по кругу становится теперь значительно более правильным и ясно выраженным, как показывают следующие случаи. Проросток был помещен против и вблизи северо-восточного окна таким образом, что линия, соединяющая обе семядоли, проходила параллельно окну. В таком положении проросток был

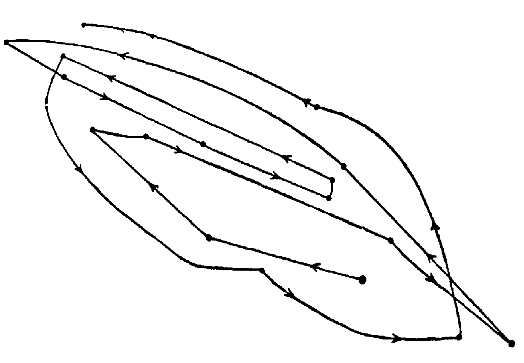


Рис. 6. *Brassica oleracea*

Соединенная круговая нутация гипокотиля и семядолей в течение 10 часов 45 минут. Рисунок здесь уменьшен по сравнению с оригиналом наполовину.

оставлен на целый день для того, чтобы он мог приспособиться к свету. На следующее утро к средней жилке более крупной и длинной семядоли (которая окружает другую, меньшую семядолю в то время, когда обе заключены еще в семени) была прикреплена нить; затем, поместив отметку непосредственно позади нити, мы зарисовывали движение всего растения, т. е. гипокотиля и семядоли, при большом увеличении на вертикальной стеклянной пластинке. Вначале растение так сильно изогнулось в направлении к свету, что было бесполезно пытаться зарисовать движение; но в 10 часов утра гелиотропический изгиб почти полностью прекратился, и на стекле была отмечена первая точка. Последняя точка была отмечена в 8 часов 45 минут вечера; всего за промежуток времени в 10 часов 45 минут было поставлено семнадцать точек (см. рис. 6). Необходимо отметить, что при наблюдении, произведенном вскоре после 4 часов дня, шарик оказался за пределами стеклянной пластинки, но в 5 часов 30 минут дня он возвратился обратно, и хотя путь, пройденный им в течение этого промежутка времени в 1 час 30 минут, был дополнен при помощи воображения, однако он не может сильно отличаться от действительного. Шарик семь раз передвигался из стороны в сторону и таким образом описал $3^1/_2$ эллипса за $10^3/_4$ часа, причем каждый эллипс в среднем был пройден за 3 часа 4 минуты.

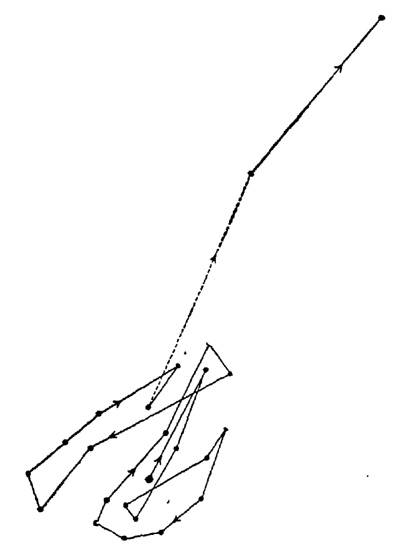


Рис. 7. *Brassica oleracea*

Соединенная круговая нутация гипокотиля и семядолей от 10 часов 50 минут утра до 8 часов утра следующего дня. Чертеж сделан на вертикальной стеклянной пластинке.

Накануне в подобных же условиях производились наблюдения над другим проростком, однако растение было помещено таким образом, что линия, соединяющая обе семядоли, проходила перпендикулярно к окну; нить была прикреплена к меньшей семядоле на стороне, наиболее удаленной от окна. Кроме того, на этот раз растение было впервые здесь поставлено в таком положении. От 8 часов до 10 часов 50 минут утра, когда была отмечена первая точка (рис. 7), семядоли сильно наклонились к свету. В течение ближайших 12 часов шарик 8 раз скользил вкось туда и обратно и описал 4 фигуры, представляющие собою эллипсы; таким образом, он двигался приблизительно с такою же скоростью, как и в предыдущем случае. В течение ночи, благодаря движению сна семядолей, он двигался вверх и продолжал двигаться в том же направлении до 9 часов следующего утра; однако это последнее движение не имело места у проростков, находившихся в естественных условиях при полном освещении.

В 9 часов 25 минут утра того самого второго дня та же семядоля начала опускаться, и была отмечена точка на свежей стеклянной пластинке. Движение зарисовывалось до 5 часов 30 минут пополудни, как показано на рис. 8, который приводится потому, что здесь ход движения был гораздо более неправильным, чем в двух предыдущих случаях. В течение этих 8 часов шарик 10 раз резко изменял свое направление. Здесь ясно показано движение семядоли вверх в течение послеполуденного времени и первой половины ночи.

Так как в трех последних случаях нити были прикреплены к одной из семядолей, а гипокотиль был оставлен свободным, то чертежи показывают соединенное движение обоих органов. Мы хотели установить, оба ли эти органа совершали круговые нутации. Для этой цели к двум гипокотилям были прикреплены нити в горизонтальном положении чуть ниже черешков их семядолей. Эти проростки в течение двух дней стояли в одном и том же положении перед северо-восточным окном. Утром, приблизительно до 11 часов, они двигались к свету, описывая зигзагообразные линии; ночью они снова почти выпрямлялись вследствие апогеотропизма. Приблизительно после 11 часов утра они двигались немного назад, от света, часто пересекая при этом свой предыдущий путь, по зигзагообразным линиям. Яркость неба значительно менялась в этот день, и эти наблюдения только доказали, что гипокотили находились в постоянном движении, напоминающем круговую нутацию. Накануне, в равномерно облачный день, один гипокотиль был крепко привязан к маленькой палочке, после чего к большей из двух семядолей была прикреплена нить, и ее движение зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке. Начиная с 8 часов 52 минут утра, когда была отмечена первая точка, до 10 часов 55 минут она заметно опускалась, затем до 12 часов 17 минут дня сильно поднялась. Вслед за тем она немного снизилась и сделала петлю, но в 2 часа 22 минуты слегка поднялась и продолжала подниматься до 9 часов 23 минут вечера, когда она описала другую петлю, и в 10 часов 30 минут вечера снова поднималась. Эти наблюдения показывают, что семядоли в течение целого дня движутся в вертикальном направлении вверх и вниз, а так как одновременно происходило и слабое боковое движение, то, очевидно, они нутировали по кругу.

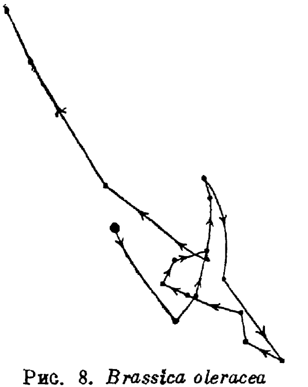


Рис. 8. *Brassica oleracea*

Соединенная круговая нутация гипокотиля и семядолей в течение 8 часов. Рисунок здесь уменьшен по сравнению с оригиналом, зарисованным на вертикальной стеклянной пластинке, до одной трети.

Капуста была одним из первых растений, над проростками которых мы производили наблюдения; в то время мы еще не знали, в какой степени свет влияет на круговую нутацию различных частей. Поэтому молодые проростки выдерживались в полной темноте, за исключением одной-двух минут в течение каждого наблюдения, когда они освещались небольшой восковой свечкой, помещенной почти прямо над ними. В течение первого дня гипокотиль одного проростка изменил свой путь 13 раз (см. рис. 9); заслуживает упоминания то, что длинные оси описанных фигур часто пересекают друг друга под прямыми или почти прямыми углами. Такие же наблюдения производились над другим проростком, но он был много старше, так как образовал настоящий лист длиною в четверть дюйма, и гипокотиль имел в высоту $1^3/_8$ дюйма. Зарисованная фигура была очень сложна, хотя движение по своему протяжению было не так велико, как в предыдущем случае.

Гипокотиль еще одного проростка того же возраста был привязан к небольшой палочке, и после прикрепления нити к средней жилке одной из семядолей движение шарика зарисовывалось в темноте в течение 14 часов 15 минут (см. рис. 10). Необходимо отметить, что главное движение семядолей, а именно, вверх и вниз, могло быть показано на горизонтальной стеклянной пластинке только несколько удлиненными или укороченными линиями в направлении средней жилки (т. е. вверх и вниз на помещенном здесь рис. 10), тогда как всякое боковое движение могло быть хорошо передано. Настоящий чертеж

показывает, что семядоля передвигалась таким образом в боковом направлении (т. е. на чертеже из стороны в сторону) 12 раз в течение 14 часов 15 минут наблюдения. Следовательно, семядоли несомненно нутировали по кругу, хотя главное движение происходило вверх и вниз в вертикальной плоскости.

Скорость движения. — Движения гипокотилей и семядолей проростков капусты разных возрастов теперь достаточно полно описаны. Что касается скорости движения, то для ее определения проростки помещались под микроскопом, столик которого был удален, с окуляр-микрометром, установленным таким образом, что каждое деление было равно $^1/_{500}$ дюйма; растения были освещены светом, проходившим через раствор двухромовокислого калия, чтобы устранить влияние гелиотропизма. При этих условиях было интересно проследить, с какою скоростью нутирующая по кругу верхушка семядоли проходила через деления микрометра. Двигаясь в каком-либо направлении, верхушка обыкновенно колебалась взад и вперед в пределах $^1/_{500}$, а иногда почти $^1/_{250}$ дюйма. Эти колебания были совершенно отличны от дрожаний, вызванных каким-либо сотрясением в той же комнате или закрыванием двери где-нибудь дальше. Первый проросток, над которым производились наблюдения, был высотою около двух дюймов и этиолирован вследствие роста в темноте. Верхушка семядоли прошла 10 делений микрометра, т. е. $^1/_{50}$ дюйма, за 6 минут 40 секунд. Затем к гипокотилям нескольких проростков были прикреплены вертикально короткие стеклянные нити, так что они выдавались несколько над семядолями и таким образом увеличивали скорость движения; однако лишь немногие из этих наблюдений дали результаты, заслуживающие внимания. Наиболее замечательным фактом было описанное выше колебательное движение и различие в скорости, с которою кончик пересекал деления микрометра в течение коротких промежутков времени. Например, высокий неэтиолированный проросток выдерживался в течение 14 часов в темноте; он был выставлен у северо-восточного окна всего на две или три минуты, в течение которых к гипокотилю была вертикально прикреплена стеклянная нить; затем он был снова помещен на полчаса в темноту и после этого над ним производились наблюдения при свете, проходившем через двухромовокислый калий. Совершая, как обычно, колебательные движения, кончик пересек пять делений микрометра (т. е. около $^1/_{100}$ дюйма) за 1 минуту 30 секунд. Затем проросток был оставлен на один час в темноте, и теперь ему понадобилось 3 минуты 6 секунд, чтобы пройти одно деление, т. е. 15 минут 30 секунд, чтобы пройти пять делений. Другой проросток, после того как над ним было сделано несколько наблюдений в глубине обращенной на север комнаты с очень тусклым освещением, а в промежутках он находился в полной темноте в течение получаса, прошел пять делений за 5 минут в направлении к окну, из чего мы заключили, что движение имело гелиотропический

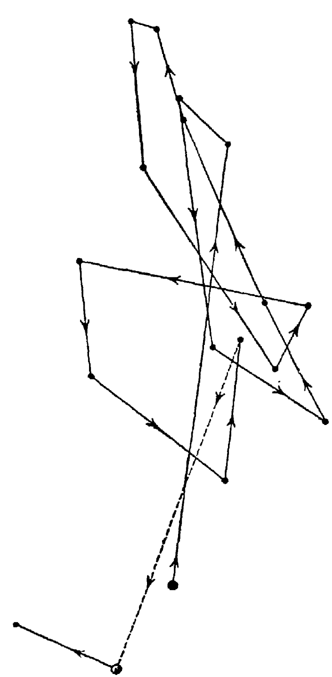


Рис. 9. *Brassica oleracea*

Круговая нутация гипокотиля в темноте между 9 часами 15 минутами утра и 8 часами 30 минутами утра следующего дня, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке при помощи нити с шариком, прикрепленной поперек его верхушки. Рисунок здесь уменьшен по сравнению с оригиналом наполовину.

характер. Однако, повидимому, это было не так, ибо когда этот проросток был помещен вблизи северо-восточного окна и оставлен там на 25 минут, то по истечении этого времени вместо того, чтобы двигаться еще быстрее по направлению к свету, как можно было бы ожидать, он продвинулся только на 5 делений за 12 минут 30 секунд. Затем он снова был оставлен в полной темноте на 1 час, и после этого кончик передвигался в том же направлении, что и прежде, но со скоростью в пять делений за 3 минуты 18 секунд.

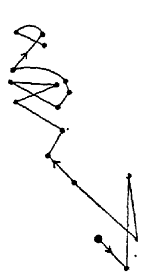


Рис. 10. *Brassica oleracea*

Круговая нутация семядоли (гипокотиль был привязан к палочке) от 8 часов 15 минут утра до 10 часов 30 минут вечера, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке в темноте. Движение шарика на нити увеличено в 13 раз

Мы возвратимся к семядолям капусты в одной из следующих глав, когда будем рассматривать их движения сна. Позже будет описана также круговая нутация, наблюдаемая у листьев вполне развитых растений.

Githago segetum (Caryophylleae). — Молодой проросток был слабо освещен сверху, и в течение 28 часов производились наблюдения над круговым нутированием его гипокотиля, как показано на рис. 11. Он двигался во всех направлениях; на рисунке линии справа налево параллельны пластинкам семядолей. Действительное расстояние, проходимое верхушкой гипокотиля из конца в конец, составляло около 0,2 дюйма; было, однако, невозможно измерить его точно, ибо чем более наклонялось движущееся растение, тем сильнее возрастало увеличение.

Мы пытались наблюдать круговую нутацию семядолей, но так как они остаются закрытыми до тех пор, пока не выставлены на умеренно яркий свет, и так как гипокотиль крайне гелиотропичен, то необходимая подготовка опыта была слишком затруднительной. Мы возвратимся к ночным движениям, или движениям сна, семядолей в одной из следующих глав.

Gossypium (var. Nankin cotton) (Malvaceae). — Круговая нутация гипокотиля наблюдалась в теплице, но движение было настолько сильно увеличено, что шарик дважды выходил на время из поля зрения. Было, однако, очевидно, что за 9 часов были приблизительно закончены два несколько неправильных эллипса. Затем в течение 23 часов велись наблюдения над другим проростком, высотою в $1^1/_2$ дюйма; однако наблюдения делались через недостаточно короткие промежутки, как показывает малое число точек на рис. 12, и чертеж был недостаточно увеличен. Тем не менее не могло быть никакого сомнения относительно круговой нутации гипокотиля, который описал за 12 часов фигуру, представляющую собою три неправильных эллипса неравной величины.

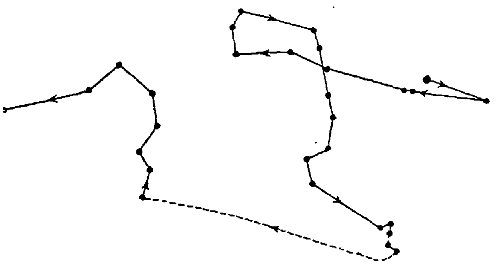


Рис. 11. *Githago segetum*

Круговая нутация гипокотиля от 8 часов 15 минут утра до 12 часов 15 минут пополудни следующего дня, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке при помощи нити, прикрепленной поперек его верхушки. Движение шарика на нити увеличено примерно в 13 раз, а здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Семядоли находятся в постоянном движении вверх и вниз в течение целого дня, и так как они представляют необычный случай нисходящего движения поздно вечером и в первой половине ночи, то над ними было сделано много наблюдений. К середине одной из них была продольно прикреплена нить, движение которой зарисовы-

валось на вертикальной стеклянной пластинке, однако рисунок не приводится, так как гипокотиль не был закреплен и было невозможно ясно отличать его движение от движения семядоли. Семядоли поднимались с 10 часов 30 минут утра приблизительно до 3 часов дня; затем они опускались до 10 часов вечера, однако поздно ночью снова сильно поднимались. Семядоли другого проростка были наклонены к горизонту в различные часы под разными углами, как показано в следующей краткой таблице:

	ч. м.		
Окт. 20	2 50 дня . . .	25°	над горизонтом
»	4 20 » . . .	22°	» »
»	5 20 » . . .	15°	» »
»	10 40 веч. . . .	8°	» »
Окт. 21	8 40 утра . . .	28°	» »
»	11 15 » . . .	35°	» »
»	9 11 веч. . . .	10°	ниже горизонта.

Положение обеих семядолей грубо зарисовывалось в различные часы с тем же общим результатом.

Следующим летом гипокотиль четвертого по счету проростка был привязан к небольшой палочке, а затем к одной из семядолей была прикреплена стеклянная нить с бумажными треугольниками, и ее движения зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке при освещении через двойное окно в потолке дома. Первая точка была отмечена 20 июня в 4 часа 20 минут дня; до 10 часов 15 минут вечера семядоля опускалась по линии, близкой к прямой. Как раз после полуночи она наблюдалась немного ниже с некоторым смещением в сторону. Ранним утром, в 3 часа 45 минут, она сильно поднялась, но в 6 часов 20 минут утра немного опустилась. В течение всего этого дня (21-го) она опускалась по слегка зигзагообразной линии, но ее нормальный ход нарушался недостатком освещения, ибо в течение ночи она лишь немного поднялась, а в течение всего следующего дня и ночи 22 июня двигалась неправильно. Восходящие и нисходящие линии, зарисованные в течение трех дней, не совпадали, так что движение имело характер круговой нутации. Этот проросток был затем взят обратно в теплицу, и по истечении пяти дней подвергся осмотру в 10 часов вечера, причем семядоли были найдены свисающими вниз в положении, столь близком к вертикальному, что они по справедливости заслуживали названия спящих. На следующее утро они приняли свое обычное горизонтальное положение.

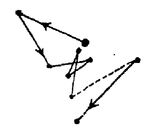


Рис. 12. *Gossypium*
Круговая нутация гипокотиля от 10 часов 30 минут утра до 9 часов 30 минут утра следующего дня, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке при помощи нити, прикрепленной поперек его верхушки. Движение шарика на нити увеличено приблизительно вдвое. Проросток освещался сверху.

Oxalis rosea (Oxalideae). — Гипокотиль был привязан к небольшой палочке, а к одной из семядолей, имевшей в длину 0,15 дюйма, была прикреплена весьма тонкая стеклянная нить с двумя бумажными треугольниками. У этого и следующего вида кончик черешка в месте соединения с пластинкой развит в подушечку. Верхушка семядоли отстояла от вертикальной стеклянной пластинки всего на 5 дюймов, так что ее движение было слабо увеличено до тех пор, пока она оставалась почти горизонтальной; но в течение дня она и поднималась значительно вверх, и опускалась ниже горизонтального положения, и тогда, конечно, увеличение движения сильно возрастало. На рис. 13 показано движение семядоли от 6 часов 45 минут утра 17 июня до 7 часов 40 минут следующего утра, и мы видим, что в течение дня, на протяжении 11 часов 15 минут, она трижды передвигалась вниз и дважды вверх. После 5 часов 45 минут дня

она быстро двинулась книзу и через час или два свисала вертикально вниз; в таком состоянии сна она оставалась всю ночь. Это положение нельзя было представить ни на вертикальной стеклянной пластинке, ни на приведенном здесь рисунке. К 6 часам 40 минутам следующего утра (18-го) обе семядоли сильно поднялись и продолжали подниматься до 8 часов утра, когда они были расположены почти горизонтально. Их движение зарисовывалось в течение всего этого дня и до следующего утра, но рисунок не приведен, так как он был очень схож с рисунком 13, за исключением того, что линии были более зигзагообразны. Семядоли передвигались 7 раз, то вверх, то вниз, а около 4 часов дня началось большое ночное нисходящее движение.

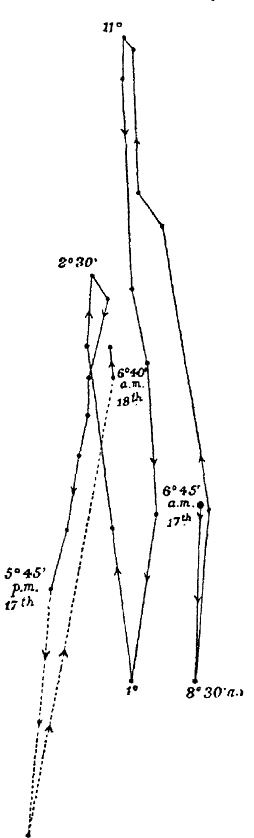


Рис. 13. *Oxalis rosea*

Круговая нутация семядолей; гипокотиль привязан к палочке; освещение сверху. Рисунок уменьшен по сравнению с оригиналом наполовину.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни].

Подобным же образом в течение приблизительно 24 часов производились наблюдения над другим проростком, с тем, однако, отличием, что гипокотиль оставался свободным и движение было менее увеличено. Между 8 часами 12 минутами утра и 5 часами дня 18-го верхушка семядоли передвигалась 7 раз то вверх, то вниз, (рис. 14). Ночное нисходящее движение, представляющее собою только значительное усиление одного из суточных колебаний, началось около 4 часов дня.

Oxalis Valdiviana. — Этот вид интересен в том отношении, что ночью семядоли поднимаются перпендикулярно вверх, приходя в тесное соприкосновение друг с другом, вместо того чтобы опускаться вертикально вниз, как это наблюдается у *O. rosea*. К семядоле, длиною в 0,17 дюйма, была прикреплена стеклянная нить, а гипокотиль оставлен свободным. В первый день проросток был помещен слишком далеко от вертикальной стеклянной пластинки, так что зарисовывание происходило при громадном увеличении, и когда семядоля сильно поднималась или опускалась, движение не могло быть отмечено; но было ясно видно, что между 8 часами 15 минутами утра и 4 часами 15 минутами дня семядоли трижды поднимались и дважды опускались. На следующий день рано утром (19 июня) верхушка семядоли была помещена лишь на $1^7/_8$ дюйма от вертикальной стеклянной пластинки. В 6 часов 40 минут она стояла горизонтально; затем она опускалась до 8 часов 35 минут, а потом поднялась. Всего в течение 12 часов она трижды поднималась и трижды опускалась, как можно видеть на рис. 15. Сильный ночной подъем семядолей обычно начинается около 4 или 5 часов дня, и на следующее утро, приблизительно к 6 часам 30 минутам, они раскрываются, т. е. располагаются горизонтально. В настоящем случае, однако, большой ночной подъем не начинался до 7 часов вечера, но это было вызвано тем, что, как показано на рисунке, гипокотиль по какой-то неизвестной причине временно изогнулся в левую сторону. Чтобы окончательно удостовериться, что гипокотиль нутировал по кругу, в 8 часов 15 минут вечера

за двумя, в это время сомкнутыми, вертикальными семядолями была помещена отметка, и до 10 часов 40 минут вечера зарисовывалось движение стеклянной нити, прикрепленной вертикально к верхушке гипокотиля. В течение этого времени он двигался из стороны в сторону, а также назад и вперед, ясно обнаруживая круговую нутацию, но размах движения был невелик. Поэтому рис. 15 вполне хорошо представляет самостоятельные движения семядолей, за исключением одного большого послеполуденного изгиба в левую сторону.

Oxalis corniculata (var. *cuprea*). — Ночью семядоли поднимаются над горизонтом в различной степени, обычно под углом около 45°; у некоторых проростков в возрасте 2—5 дней семядоли находились в постоянном движении в течение всего дня, но движения были проще, чем у последних двух видов. Отчасти это могло быть результатом недостаточного освещения во время наблюдений; на это указывало то обстоятельство, что семядоли до очень позднего вечернего часа не начинали подниматься.

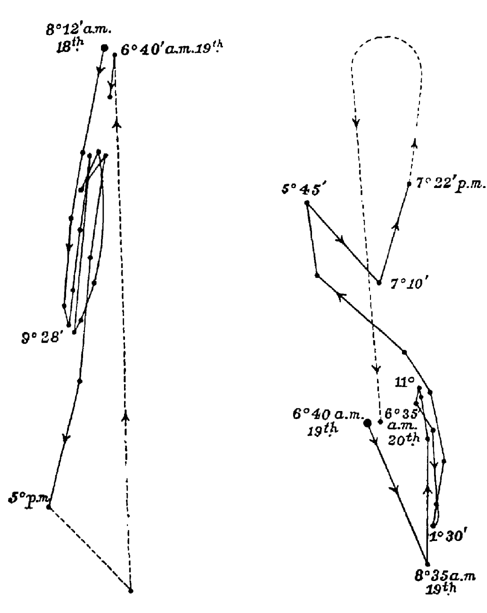


Рис. 14. *Oxalis rosea*

Соединенная круговая нутация семядолей и гипокотиля, зарисованная от 8 часов 12 минут утра 18 июня до 7 часов 30 минут утра 19-го. Верхушка семядоли отстояла от вертикальной стеклянной пластинки всего на $3^{3}/_{4}$ дюйма. Рисунок, по сравнению с оригиналом, уменьшен наполовину.

[*a. m.* — утра, *p. m.* — пополудни].

Рис. 15. *Oxalis Valdiviana*

Соединенная круговая нутация семядоли и гипокотиля, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке в течение 24 часов. Рисунок по сравнению с оригиналом уменьшен вдвое. Проросток был освещен сверху.

[*a. m.* — утра, *p. m.* — пополудни].

Oxalis (*Biophytum*) *sensitiva*. — Семядоли в высшей степени замечательны амплитудой и скоростью своих движений в течение дня. Углы, под которыми они стояли выше или ниже горизонта, измерялись через короткие промежутки времени, и мы сожалеем, что их ход не зарисовывался в течение всего дня. Мы приведем только немногие из измерений, которые были произведены на проростках, находившихся при температуре от $22^{1}/_{2}$ до $24^{1}/_{2}$°C. Одна семядоля поднялась на 70° в течение 11 минут; другая, на ином проростке, опустилась на 80° в течение 12 минут. Непосредственно перед этим последним опусканием та же семядоля за 1 час 48 минут поднялась из вертикального положения верхушкой вниз в вертикальное верхушкой вверх и следовательно менее чем за 2 часа повернулась на 180°. Ни в каком другом случае мы не встречали ни круговой нутации с такой большой амплитудой, как 180°, ни такой скорости движения, как поворот на 80° в течение 12 минут. Семядоли этого растения спят ночью, вертикально поднимаясь и тесно смыкаясь друг с другом. Это направленное вверх движение отличается от одного из больших суточных колебаний, описанных выше, только тем, что достигнутое положение сохраняется неизменным в течение ночи, и что оно происходит периодически, так как всегда начинается поздним вечером.

Tropaeolum minus (?) (var. Tom Thumb) (Tropaeoleae). — Семядоли подземные, т. е. никогда не поднимаются над поверхностью почвы. При удалении почвы был обнаружен находившийся в ней эпикотиль, или перышко, с резко согнутою вниз верхушкой, как у описанного выше дугообразного гипокотиля капусты. Стеклянная нить с шариком на конце была прикреплена к базальной половине или ножке как раз над подземными семядолями, которые были вновь почти полностью засыпаны рыхлою землею. Чертеж (рис. 16) показывает ход шарика в течение 11 часов. Пройдя последнюю точку, отмеченную на рисунке, шарик передвинулся на большое расстояние и в конце концов вышел за пределы стеклянной пластинки, в направлении, указанном прерывистой линией. Это большое движение, обусловленное усиленным ростом вдоль вогнутой поверхности дуги, было вызвано изгибанием базальной ножки назад — от верхней части, т. е. в направлении, противоположном свисающей верхушке, подобно тому, как это наблюдалось у гипокотиля капусты. Над другим находившимся в земле и согнутым эпикотилем производились такие же наблюдения, с той только разницей, что оба колена дуги были связаны тонкой шелковинкой с целью избежать только что упомянутого большого движения. Тем не менее, вечером он двигался в том же направлении, что и раньше, только движение это было менее прямолинейно. В течение утра связанная дуга двигалась по неправильно круговому, сильно зигзагообразному пути и прошла большее расстояние, чем в предыдущем случае, как это показано на чертеже, увеличенном в 18 раз. В дальнейшем будут описаны движения молодого растения с небольшим числом листьев и растения зрелого.

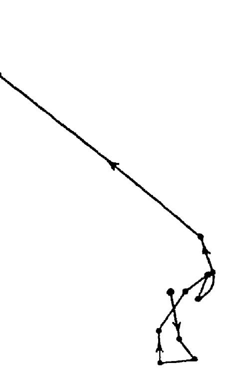


Рис. 16. *Tropaeolum minus* (?)

Круговая нутация находившегося в земле и дугообразно изогнутого эпикотиля от 9 часов 20 минут утра до 8 часов 15 минут вечера, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение шарика на нити увеличено в 27 раз.

Citrus aurantium (сладкий померанец) (Aurantiaceae). — Семядоли подземные. Круговая нутация эпикотиля, высота которого над поверхностью почвы под конец наших наблюдений составляла 0,59 дюйма (15 мм), показана на прилагаемом рисунке (рис. 17), как результат наблюдений в течение 44 часов 40 минут.

Aesculus hippocastanum (Hippocastaneae). — Прорастающие семена были помещены в увлажненную внутри жестяную коробку, с наклонным слоем влажного глинистого песка, на котором покоились четыре закопченные стеклянные пластинки, наклоненные к горизонту под углами в 70 и 65°. Кончики корешков были помещены таким образом, что они как раз касались верхнего конца стеклянных пластинок, и так как они росли вниз, то благодаря геотропизму оказывали легкое давление на закопченные поверхности и оставляли следы своего движения. В средней части каждого следа стекло было вытерто дочиста, но по краям следы были весьма неясны и неправильны. Копии двух из этих следов (все четыре были приблизительно одинаковы) были сделаны на чертежной бумаге, помещенной на стеклянные пластинки после того, как они были покрыты лаком; эти копии точны в пределах возможности, имея в виду характер краев (рис. 18). Они достаточно ясно показывают, что движение сопровождалось отклонениями в стороны и было почти змеевидное, а также что на своем нисходящем пути кончики производили на пластинки давление неодинаковой силы, вследствие чего следы варьировали в ширине. Более полно выраженный змеевидный характер следов, оставленных корешками *Phaseolus multiflorus*

и *Vicia faba* (которые сейчас будут описаны) делает весьма вероятным, что корешки этих растений нутировали по кругу.

Phaseolus multiflorus (Leguminosae). — Четыре закопченные стеклянные пластинки были установлены таким же образом, как описано в опыте с Aesculus, и следы, оставленные кончиками четырех корешков этого растения в их нисходящем росте, были сфотографированы как прозрачные объекты. Три из них точно воспроизведены здесь (рис. 19). Их змеевидный ход показывает, что кончики правильно двигались из стороны в сторону; они также попеременно производили на пластинки давление с большей или меньшей силой, иногда поднимаясь и на очень короткий промежуток времени целиком отходя от пластинок; но на самих пластинках это было видно лучше, чем на копиях. Таким образом, эти корешки постоянно двигались во всех направлениях, т. е. нутировали по кругу. Расстояние между крайними правым и левым положениями корешка A, при его движении в стороны, составляло 2 мм, что было установлено измерением при помощи окуляр-микрометра.

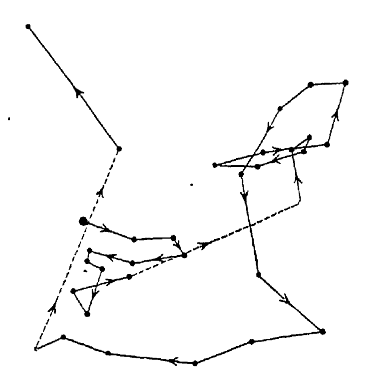


Рис. 17. *Citrus aurantium*

Круговая нутация эпикотиля с поперечно прикрепленной вблизи его верхушки нитью, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 12 часов 30 минут дня 20 февраля до 8 часов 55 минут утра 22-го. Движение шарика на нити сначала было увеличено в 21 раз, или в 10½ раз на приведенном здесь рисунке, а затем в 36, на рисунке же в 18 раз. Проросток освещался сверху.

Vicia faba (конский бос) (Leguminosae). — *Корешок.* — Несколько бобов были помещены для прорастания на поверхность песка, и, когда корешок одного из них достиг длины 0,2 дюйма, семя было перевернуто верхней стороной вниз, так что корешок находился теперь во влажном воздухе в вертикальном положении. Вблизи его кончика была наклонно прикреплена нить длиною около одного дюйма; движение находившегося на конце шарика зарисовывалось от 8 часов 30 минут утра до 10 часов 30 минут вечера, как показано на рис. 20. Вначале корешок дважды резко менял свой путь, потом сделал небольшую петлю и вслед за этим большую зигзагообразную кривую. В течение ночи и до 11 часов следующего утра шарик передвинулся на большое расстояние по почти прямой линии, в направлении, указанном на рисунке прерывистой чертой. Это произошло вследствие того, что корешок быстро изогнулся вниз, так как он был теперь сильно наклонен и таким образом оказался в положении, весьма благоприятном для действия геотропизма.

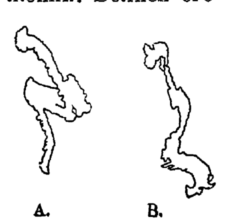


Рис. 18. *Aesculus hippocastanum*

Контуры следов, оставленных на наклонных стеклянных пластинках кончиками корешков. Пластинка A была наклонена к горизонту на 70°, корешок имел в длину 1,9 дюйма, а в диаметре при основании 0,23 дюйма. Пластинка B была наклонена к горизонту на 65°, и корешок был немного больше.

Затем мы поставили опыты приблизительно с двумя десятками корешков, которые росли вниз над наклоненными пластинками закопченного стекла точно так же, как в опытах с Aesculus и Phaseolus. Некоторые пластинки были наклонены лишь на несколько градусов ниже горизонта, но большинство из них под углом от 60 до 75°. В этих последних случаях растущие вниз корешки лишь незначительно отклонялись от направления, по которому они следовали, прорастая в опилках, и производили легкое давление на стеклянные пластинки

(рис. 21). Здесь скопированы пять наиболее отчетливых следов; все они слегка извилисты, что указывает на нутирование по кругу. Кроме того, ближайшее рассмотрение почти каждого из следов ясно обнаруживало, что в своем нисходящем движении кончики надавливали на пластинки попеременно с большей или меньшей силой и иногда поднимались, почти совершенно отходя от пластинок на короткие промежутки времени. Расстояние между крайними правым и левым положениями корешка A составляло 0,7 мм., что было установлено таким же образом, как и в опыте с Phaseolus.

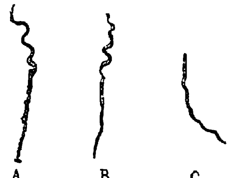


Рис. 19. *Phaseolus multiflorus*

Следы, оставленные на наклонных закопченных стеклянных пластинках кончиками корешков при росте их вниз. Пластинки A и C были наклонены к горизонту на 60°, пластинка B на 68°.

Эпикотиль. — В точке, где из лежавшего на боку боба выступал корешок, в одной горизонтальной плоскости с семядолями выдавалось на 0,1 дюйма плоское плотное возвышение. Это возвышение было образовано выпуклой верхушкой согнутого эпикотиля, и как только оно развилось, оба колена дуги изогнулись вбок и вверх, вследствие апогеотропизма, с такою скоростью, что через 14 часов дуга стояла уже сильно наклонившись, а через 48 часов—вертикально. Еще прежде чем стала видна дуга, к верхушке возвышения была прикреплена нить; однако базальная половина росла так быстро, что на другое утро конец нити сильно наклонился книзу. Поэтому она была снята и прикреплена ниже. Линия, зарисованная в течение этих двух дней, проходила в общем в одном и том же направлении и местами была почти прямой, местами же явно зигзагообразной, доказывая таким образом наличие круговой нутации.

Так как дугообразный эпикотиль, в каком бы положении он ни находился, быстро изгибается кверху вследствие апогеотропизма и так как оба колена его в самом раннем возрасте, как только они освобождаются от давления окружающей земли, стремятся отделиться друг от друга, то было трудно в точности удостовериться, нутировал ли эпикотиль по кругу, пока он сохранял дугообразную форму. Поэтому несколько бобов, находившихся довольно глубоко в земле, были окопаны, и оба колена их дуг связаны подобно тому, как это было сделано с эпикотилем Tropaeolum и с гипокотилем капусты. Движения связанных дуг зарисовывались обычным образом в двух случаях в течение трех дней. Однако рисунки, сделанные в таких неестественных условиях, не заслуживают того, чтобы их здесь приводить; необходимо только сказать, что линии были несомненно зигзагообразны и иногда образовывали небольшие петли. Поэтому мы можем сделать вывод, что эпикотиль нутирует по кругу, еще находясь в согнутом состоянии и прежде чем он достаточно вырос, чтобы пробиться на поверхность грунта.

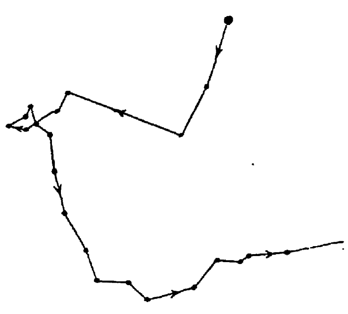


Рис. 20. *Vicia faba*

Круговая нутация корешка, вначале направленного вертикально вверх и находившегося в темноте, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке в течение 14 часов. Движение шарика на нити увеличено в 23 раза, здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Чтобы проследить движения эпикотиля несколько старшего возраста, нить была прикреплена к основанию эпикотиля, который уже не был более дугообразным, так как его верхняя половина составляла теперь с нижней пря-

мой угол. Этот боб прорастал на поверхности влажного песка, и эпикотиль начал выпрямляться много раньше, чем это могло бы случиться, если бы он был посажен должным образом. Здесь (рис. 22) показан путь, пройденный в течение 50 часов (от 9 часов утра 26 декабря до 11 часов утра 28 декабря), и мы видим, что в течение всего этого времени эпикотиль нутировал по кругу. Его базальная часть выросла за 50 часов так сильно, что под конец наших наблюдений нить, прикрепленная вначале возле самой поверхности боба, оказалась на высоте 0,4 дюйма над нею. Если бы боб был посажен как должно, эта часть эпикотиля оставалась бы еще под землей.

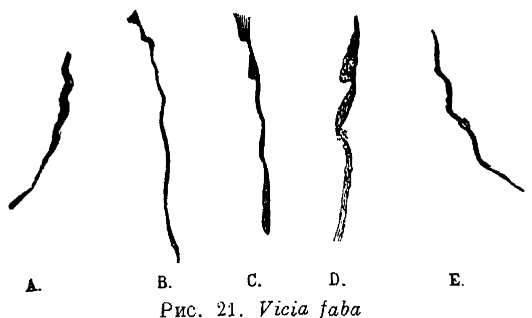


Рис. 21. *Vicia faba*

Следы, оставленные на наклонных закопченных стеклянных пластинках кончиками корешков, росших вниз. Пластинка C была наклонена на 63°, пластинки A и D на 71°, пластинка B на 75° и пластинка E на несколько градусов ниже горизонта.

Поздно вечером 28-го, через несколько часов после окончания приведенных выше наблюдений, эпикотиль стал значительно более прямым, так как верхняя часть его составляла теперь с нижней широко открытый угол. К вертикальной базальной части была прикреплена нить выше, чем в предыдущем случае, чуть ниже наиболее низко расположенного чешуеобразного выступа, или гомолога листа; ее движение зарисовывалось в течение 38 часов (рис. 23). Здесь мы опять имеем ясное доказательство длительной круговой нутации. Если бы боб был посажен как следует, часть эпикотиля, к которой была прикреплена нить и движение которой здесь показано, вероятно, только лишь показалась бы над поверхностью грунта.

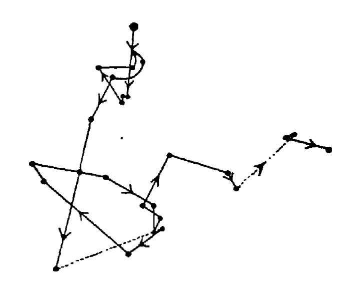


Рис. 22. *Vicia faba*

Круговая нутация молодого эпикотиля, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке в течение 50 часов. Движение шарика на нити, увеличенное в 20 раз, здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Lathyrus nissolia (Leguminosae). — Это растение было избрано для наблюдений в виду того, что оно является ненормальной формой с листьями, похожими на листья злаков. Семядоли подземные, и эпикотиль пробивается из почвы, имея форму дуги. Движения стебля высотою в 1,2 дюйма, состоявшего из трех междоузлий, причем нижнее было почти полностью подземным, а верхнее несло короткий узкий лист, показаны за период в 24 часа на рис. 24. Стеклянная нить не применялась, но ниже верхушки листа была сделана метка. Действительная длина более длинного из двух эллипсов, описанных стеблем, составляла около 0,14 дюйма. В предыдущий день главная линия движения составляла почти прямой угол с линией, показанной на этом рисунке, и была более проста.

Cassia tora (Leguminosae).* — Проросток был помещен перед северо-восточным окном; он наклонился к нему очень немного, так как оставленный свободным гипокотиль был довольно стар и поэтому не очень подвержен действию гелиотропизма. К средней жилке одной из семядолей была прикреплена нить, и в течение двух дней зарисовывалось движение целого проростка. Круговая нутация гипокотиля в сравнении с круговой нутацией семядолей совершенно незначительна. Семядоли ночью поднимаются вертикально вверх и приходят в тесное соприкосновение; поэтому можно сказать, что они спят. Этот проросток был настолько развит, что уже образовал маленький настоящий лист, который ночью полностью закрывался сомкнутыми семядолями. 24 сентября, между 8 часами утра и 5 часами дня, семядоли пять раз двигались вверх и пять раз вниз; таким образом, они описали в течение 9 часов пять неправильных эллипсов. Большой ночной подъем начался приблизительно в 4 часа 30 минут дня.

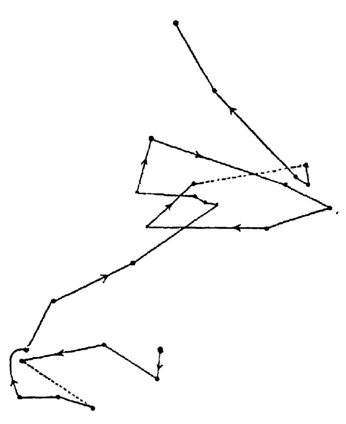


Рис. 23. *Vicia faba*

Круговая нутация того же эпикотиля, что и на рис. 22, в несколько более позднем возрасте, зарисованная при таких же условиях, как и прежде, от 8 часов 40 минут утра 28 декабря до 10 часов 30 минут утра 30-го. Движение шарика увеличено здесь в 20 раз.

На следующее утро (25 сентября) движение той же самой семядоли снова зарисовывалось таким же образом в течение 24 часов; здесь приводится копия рисунка (рис. 25). Утро было холодное, и случайно окно было оставлено на короткое время открытым, что могло привести к охлаждению растения; вероятно, это помешало ему двигаться так же свободно, как накануне, ибо в течение дня оно поднялось и опустилось только четыре раза, причем одно из колебаний было очень незначительно. В 7 часов 10 минут утра, когда была отмечена первая точка, семядоли открылись или пробудились еще не вполне; они продолжали открываться приблизительно до 9 часов утра, когда они немного опустились ниже горизонта; в 9 часов 30 минут они поднялись и затем колебались вверх и вниз, но линии восходящего и нисходящего движения никогда полностью не совпадали. Около 4 часов 30 минут дня начался большой ночной подъем. В 7 часов следующего утра (26 сентября) они находились на том же уровне, что и в предыдущее утро, как это показано на диаграмме; затем они начали открываться или опускаться обычным образом. Диаграмма заставляет думать, что большие периодические суточные подъем и снижение не отличаются от колебаний в течение средней части дня ничем существенным за исключением амплитуды.

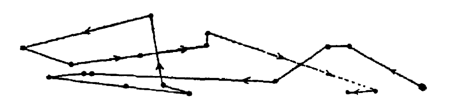


Рис. 24. *Lathyrus nissolia*

Круговая нутация стебля молодого проростка, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке от 6 часов 45 минут утра 22 ноября до 7 часов утра 23-го. Движение конца листа увеличено приблизительно в 12 раз, здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

* Семена этого растения, которое росло у морского берега, были присланы нам из южной Бразилии Фрицом Мюллером. Проростки не развивались и не цвели у нас как следует, они были посланы в Кью, где их признали неотличимыми от *Cassia tora.*

Lotus Jacobaeus (Leguminosae). — Семядоли этого растения, спустя несколько первых дней своей жизни, поднимаются так, что ночью стоят почти, а изредка и вполне, вертикально. Они продолжают вести себя таким образом в течение долгого времени, даже после образования нескольких настоящих листьев. У проростков в 3 дюйма высотою, несущих пять или шесть листьев, они поднимались ночью приблизительно на 45°. Они продолжали вести себя таким образом приблизительно в течение двух следующих недель. Впоследствии ночью они оставались горизонтальными, хотя еще не потеряли зеленой окраски, и в конце концов опали. Их ночной подъем, приводивший их в почти вертикальное положение, повидимому, в значительной степени зависел от температуры, потому что при выдерживании проростков в холодном помещении, хотя они и продолжали еще расти, но семядоли не принимали ночью вертикального положения. Замечательно, что в течение первых четырех или пяти дней после прорастания семядоли вообще не поднимались ночью на заметное расстояние, однако этот период был крайне изменчив у проростков, выдерживаемых в одинаковых условиях; наблюдалось же большое их число. К семядолям (шириною в $1^1/_2$ мм) двух проростков, всего лишь 24-часового возраста, были прикреплены стеклянные нити с крошечными бумажными треугольниками; гипокотили их были привязаны к палочке. Движения зарисовывались при сильном увеличении, и в течение всего времени наблюдалась несомненная круговая нутация, но в узких пределах; однако сколько-нибудь отчетливого ночного или дневного движения эти проростки не обнаруживали. Когда гипокотили были освобождены, они нутировали по кругу в широких пределах.

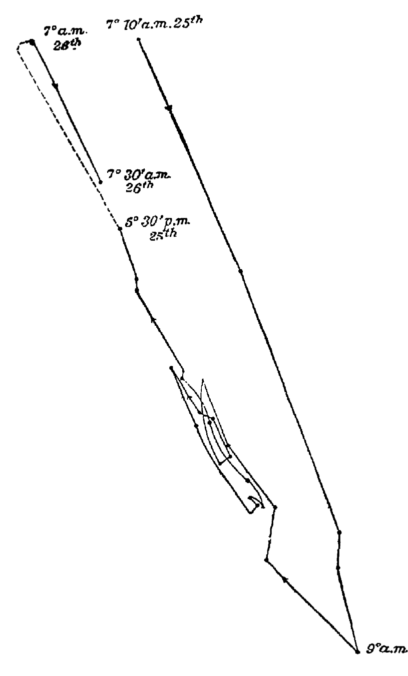


Рис. 25. *Cassia tora*

Соединенная круговая нутация семядолей и гипокотиля от 7 часов 10 минут утра 25 сентября до 7 часов 30 минут утра 26-го, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке. Рисунок уменьшен по сравнению с оригиналом наполовину.

[*a. m.* — утра, *p. m.* — пополудни].

Движения другого, значительно более развитого проростка, который нес полуразвившийся настоящий лист, зарисовывались в течение трех первых дней и ночей июня подобным же образом; но в этом возрасте проростки, повидимому, весьма чувствительны к недостатку света; над ними производились наблюдения при довольно тусклом освещении сверху при температуре 16—$17^1/_2$°C; и вероятно, вследствие этих условий, большое дневное движение семядолей приостановилось на третий день. В течение первых двух дней они начинали подниматься вскоре после полудня [и поднимались] почти по прямой линии до 6 — 7 часов вечера, когда они уже стояли вертикально. В течение последней части ночи, или, вернее, ранним утром, они начинали опускаться, или раскрываться, так что к 6 часам 45 минутам утра они стояли, уже вполне раскрывшись, горизонтально. Некоторое время они продолжали медленно опускаться и в течение второго дня, между 9 часами утра и 2 часами дня, описали

единственный небольшой эллипс, в дополнение к большому дневному движению. Путь, пройденный в течение всех 24 часов, был значительно менее сложным, чем в предыдущем случае, у Cassia. На третье утро они очень сильно опустились и затем нутировали по кругу в узких пределах вокруг одного и того же места; до 8 часов 20 минут вечера они не обнаруживали тенденции к ночному подъему. Семядоли не поднимались и ни у одного из многочисленных других проростков в том же горшке; то же самое наблюдалось в следующую ночь 5 июня. После этого горшок был внесен обратно в теплицу, где он был выставлен на солнце, и на следующую ночь все семядоли снова поднялись под значительным углом, однако стояли не вполне вертикально. Ни в один из вышеупомянутых дней линия, представлявшая большой ночной подъем, не совпадала с линией большого дневного опускания; таким образом, описывались узкие эллипсы, что является обычным правилом у нутирующих по кругу органов. Семядоли снабжены подушечкой, и их развитие будет описано в дальнейшем.

Mimosa pudica (Leguminosae). — Ночью семядоли поднимаются вертикально вверх, смыкаясь друг с другом. Над двумя проростками производились наблюдения в оранжерее (темп. 16—17°С, или 63—65°F). Их гипокотили были привязаны к палочкам, а к семядолям обоих проростков были прикреплены стеклянные нити с маленькими бумажными треугольниками. В течение 24 часов 13 ноября их движения зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке. Горшок предварительно стоял некоторое время в одном и том же положении; освещались растения главным образом через стеклянную крышу. Семядоли одного из этих проростков утром двигались вниз до 11 часов 30 минут утра, а затем поднимались, причем вечером они быстро двигались вверх до тех пор, пока не становились вертикально, так что в этом случае имело место просто одно большое дневное опускание и поднятие. Поведение второго проростка значительно отличалось от первого, ибо утром он опускался до 11 часов 30 минут утра, затем поднимался, но после 12 часов 10 минут дня снова опускался, и большой вечерний подъем не начинался до 1 часа 22 минут ночи. На следующее утро эта семядоля значительно опустилась из вертикального положения, которое она занимала в 8 часов 15 минут. Предварительно над двумя другими проростками (из которых один был в возрасте семи и другой — восьми дней) производились наблюдения в неблагоприятных условиях, так как они были принесены в комнату и помещены перед северо-восточным окном, где температура была только 56—57°F [13,3—13,8°С]. Их пришлось, сверх того, защищать от бокового света, и, вероятно, они не были достаточно освещены. В этих условиях семядоли от 7 часов утра до 2 часов дня просто двигались вниз, после чего в течение остальной части дня и большей части ночи они продолжали подниматься. Между 7 и 8 часами следующего утра они снова опускались, но в течение этого второго, а также третьего дня движения были неправильны, и между 3 часами дня и 10 часами 30 минутами вечера семядоли слабо нутировали по кругу вокруг одного и того же места; однако ночью они не поднимались. Тем не менее, на следующую ночь они поднялись, как обычно.

Cytisus fragrans (Leguminosae). — Над этим растением были произведены лишь немногие наблюдения. Гипокотиль нутировал по кругу на значительном пространстве, но несложно, а именно, в течение двух часов в одном направлении, а затем, много медленнее, обратно по зигзагообразному пути, почти параллельному первой линии и проходившему по другую сторону от исходной точки. Он двигался в одном направлении всю ночь, но на следующее утро начинал возвращаться обратно. Семядоли постоянно двигаются и вверх, и вниз, и в стороны, но ночью они заметным образом не поднимаются.

Lupinus luteus (Leguminosae). — Над проростками этого растения наблюдения производились в виду того, что его семядоли настолько толсты (около 0,08 дюйма), что казалось невероятным, чтобы они могли двигаться. Наши наблюдения были не очень успешны, так как проростки крайне гелиотропичны, и нельзя было наблюдать их круговую нутацию вблизи северо-восточного окна вполне точно, хотя в течение предыдущего дня они находились в том же положении. Затем проросток с гипокотилем, прикрепленным к палочке, был помещен в темноту; обе семядоли сначала немного приподнялись, а затем в течение остальной части дня опускались; вечером, между 5 и 6 часами, они двигались очень медленно; в течение ночи одна продолжала опускаться, а другая поднималась, хотя и незначительно. Рисунок был не очень увеличен, и так как линии были отчетливо зигзагообразны, то семядоли должны были двигаться немного в стороны, т. е., очевидно, они нутировали по кругу.

Гипокотиль довольно толст, около 0,12 дюйма, но тем не менее он совершал сложную круговую нутацию, хотя и в небольших пределах. В темноте производились также наблюдения над движением старого проростка с двумя не вполне развитыми настоящими листьями. Так как движение было увеличено приблизительно в 100 раз, то результаты не заслуживают доверия и здесь не приводятся, не могло быть, однако, сомнения в том, что гипокотиль в течение дня двигался во всех направлениях, меняя свой путь 19 раз. Действительное наибольшее расстояние между крайними точками, до которых верхняя часть гипокотиля отклонялась в стороны, проходя его в течение $14^1/_2$ часов, составляло только $^1/_{60}$ дюйма; иногда он передвигался со скоростью $^1/_{50}$ дюйма в час.

Рис. 26. *Cucurbita ovifera*

Путь, пройденный корешком, изгибавшимся геотропически вниз; зарисован на горизонтальной стеклянной пластинке между 11 часами 25 минутами утра и 10 часами 25 минутами вечера. Направление в течение ночи указано прерывистой линией. Движение шарика увеличено в 14 раз.



Рис. 27. *Cucurbita ovifera*

Следы, оставленные кончиками корешков, росших вниз над закопченными стеклянными пластинками, наклоненными к горизонту на 70°.

Cucurbita ovifera (Cucurbitaceae). — *Корешок*: семя, проросшее на влажном песке, было укреплено таким образом, что слегка согнутый корешок, длиною всего в 0,07 дюйма, торчал почти вертикально вверх; в этом положении геотропизм действует вначале с небольшой силой. Вблизи основания корешка была прикреплена нить, поднимавшаяся над горизонтом под углом приблизительно в 45°. Общий путь, пройденный в течение 11 часов наблюдения и в течение следующей ночи, показан на приложенной диаграмме (рис. 26), и был явно обусловлен геотропизмом; но было также ясно, что корешок нутировал по кругу. К следующему утру корешок так сильно изогнулся книзу, что нить, выступавшая раньше над горизонтом под углом в 45°, стала почти горизонтальной. Другое прорастающее семя было перевернуто верхней стороною вниз и покрыто влажным песком; нить была прикреплена к корешку таким образом, что она выдавалась над горизонтом под углом приблизительно в 50°; этот корешок имел 0,35 дюйма в длину и был немного изогнут. Как и в предыдущем случае, пройденный путь ясно определялся геотропизмом, но ли-

ния, зарисованная в течение 12 часов и увеличенная, как и прежде, была более зигзагообразна, снова указывая на круговую нутацию.

Четырем корешкам было предоставлено расти вниз над закопченными стеклянными пластинками, наклоненными к горизонту под углом в 70°, в тех же условиях, что и в опытах с Aesculus, Phaseolus и Vicia. Здесь приведены (рис. 27) факсимиле двух из этих следов; третий короткий след был почти столь же ясно змеевидный, как и след А. Большее или меньшее количество сажи, сметенной со стекол, показывало ясно, что кончики надавливали на них поочередно с большей и меньшей силой. Поэтому движение должно было происходить по крайней мере в двух плоскостях, под прямым углом одна к другой. Эти корешки были настолько нежны, что они редко имели силу вполне очистить стекло. Один из них дал несколько боковых или вторичных корешков, которые выступали под углом в несколько градусов ниже горизонта; важным фактом является то обстоятельство, что три из них оставили на закопченной поверхности отчетливо змеевидные следы, указывающие, несомненно, на то, что эти корешки нутировали по кругу подобно главному, или первичному, корню. Но следы были настолько слабы, что их нельзя было зарисовать и скопировать после того, как закопченная поверхность была покрыта лаком.

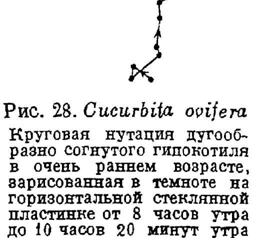


Рис. 28. *Cucurbita ovifera*
Круговая нутация дугообразно согнутого гипокотиля в очень раннем возрасте, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов утра до 10 часов 20 минут утра следующего дня. Движение шарика, увеличенное в 20 раз, здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Гипокотиль. — Семя, лежащее на влажном песке, было прочно укреплено двумя пересекающимися проволоками и своим собственным растущим корешком. Семядоли находились еще внутри семенной оболочки, и короткий гипокотиль, между верхушкой корешка и семядолями, был еще слегка изогнут. К колену дуги, соединенному с семядолями, была прикреплена, под углом в 35° над горизонтом, нить (0,85 дюйма в длину). Эта часть должна была образовать в конце концов, после того как гипокотиль выпрямится и сделается вертикальным, его верхушку. Если бы семя было посажено как следует, гипокотиль на этой стадии роста находился бы глубоко под землею. Путь, пройденный шариком нити, показан на рис. 28. Главные линии движения, на рисунке слева направо, были параллельны плоскости двух сомкнутых семядолей и сплюснутого семени; это движение должно было бы помочь освобождению семядолей из семенной оболочки, удерживаемой внизу специальным приспособлением, которое будет описано в дальнейшем. Движение под прямым углом к упомянутым выше линиям обусловлено дальнейшим изгибанием согнутого гипокотиля по мере его роста в высоту. Предыдущие наблюдения относятся к колену дуги, заканчивающемуся семядолями, но и другое колено, соединенное с корешком, в столь же раннем возрасте точно так же нутировало по кругу.

Движения того же гипокотиля после того, как он выпрямился и принял вертикальное положение, но с частично лишь раскрывшимися семядолями, показаны на рис. 29. Путь, пройденный в течение 12 часов, представляет собою приблизительно четыре с половиною эллипса, или овала, причем длинная ось первого из них составляет с осями других почти прямые углы. Длинные оси всех этих эллипсов составляли острые углы с линией, соединяющей супротивные семядоли. Действительное наибольшее расстояние, пройденное верхушкой высокого гипокотиля из стороны в сторону в течение 12 часов, равнялось 0,28 дюйма. Оригинальный рисунок был зарисован в большом масштабе, и так как объект наблюдался под острым углом, то внешние части диаграммы сильно увеличены.

Семядоли. — Движения семядолей в двух случаях зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке, и так как восходящие и нисходящие линии не вполне совпадали, получались весьма узкие эллипсы; следовательно, семядоли нутировали по кругу. В молодом возрасте они поднимаются ночью вертикально вверх, но их верхушки всегда остаются отогнутыми назад; на следующее утро они снова поникают. У проростка, находившегося в полной темноте, они двигались таким же образом, так как они опускались от 8 часов 45 минут утра до 4 часов 30 минут дня, а после этого начали подниматься и оставались сомкнутыми до 10 часов вечера, когда над ними было произведено последнее наблюдение. В 7 часов следующего утра они были раскрыты в такой же степени, как и накануне. Семядоли другого молодого проростка, выставленного на свет, первое время днем были полностью раскрыты, но в 7 часов следующего утра были найдены плотно закрытыми. Скоро они снова начали раскрываться, и это продолжалось приблизительно до 5 часов дня; затем они начали подниматься и в 10 часов 30 минут вечера стояли вертикально и были почти сомкнуты. На третье утро в 7 часов они были почти вертикальны и снова распускались в течение дня. На четвертое утро они не были закрыты и в продолжение дня еще немного раскрылись, а в течение следующей ночи слегка поднялись. К этому времени развился крохотный настоящий лист. У другого проростка, еще более выросшего и несущего хорошо развитой настоящий лист, к одной из семядолей (89 мм длиною) была прикреплена острая крепкая нить, записывавшая свои собственные движения на вращающемся барабане с закопченной бумагой. Наблюдения производились в теплице, где растение было выращено, так что в температуре или освещении не было никаких изменений. Запись была начата в 11 часов утра 18 февраля, и начиная с этого часа до 3 часов дня семядоля опускалась, затем она поднималась — быстро до 9 часов вечера, а после очень медленно до 3 часов утра 19 февраля; начиная с этого часа, она постепенно снижалась до 4 часов 30 минут дня, но нисходящее движение было прервано одним небольшим подъемом или колебанием около 1 часа 30 минут дня. После 4 часов 30 минут дня (19-го) семядоля поднималась до 1 часа ночи (20 февраля) и затем весьма постепенно опускалась до 9 часов 30 минут утра, когда наши наблюдения были прекращены. В общем, 18-го было сделано больше движений, чем 19-го или утром 20-го.

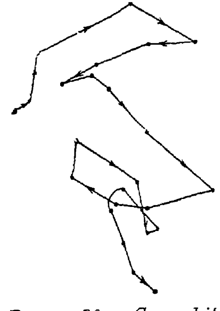


Рис. 29. *Cucurbita ovifera*

Круговая нутация прямого и вертикального гипокотиля с нитью, прикрепленной поперек его верхнего конца; зарисована в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 30 минут утра до 8 часов 30 минут вечера. Движение конечного шарика в действительности было увеличено приблизительно в 18 раз, здесь же всего в $4^1/_3$ раза.

Cucurbita aurantia. — Согнутый гипокотиль был найден немного ниже поверхности почвы и, чтобы не дать ему быстро выпрямиться после того, как он был освобожден от давления окружающей почвы, оба колена дуги были связаны друг с другом. Затем семя было слегка прикрыто рыхлой влажной землей. Нить с шариком на конце была прикреплена к базальному колену, над движениями которого обычным способом производились наблюдения в течение двух дней. В первый день дуга двигалась по зигзагообразной линии в направлении к базальному колену. На следующий день, к наступлению которого загнутые вниз семядоли вышли на поверхность почвы, связанная дуга в течение $14^1/_2$ часов девять раз резко меняла свое направление. Она описала большую, чрезвычайно неправильную округлую фигуру, возвращаясь ночью приблизительно к тому же месту, откуда ранним

утром движение было начато. Линия была так сильно зигзагообразна, что, повидимому, представляла собою пять эллипсов, длинные оси которых были направлены в различные стороны. Что касается периодических движений семядолей, то у нескольких молодых проростков в 4 часа дня они составляли угол около 60°, а в 10 часов вечера их нижние части были расположены вертикально и соприкасались друг с другом, однако их верхушки, как обычно у этого рода, были постоянно отогнуты. В 7 часов следующего утра эти семядоли снова были хорошо раскрыты.

Lagenaria vulgaris (var. маленькая бутылочная тыква) (Cucurbitaceae). — Проросток, у которого наблюдались только движения семядолей, слегка раскрыл их 27 июня и закрыл ночью; на другой день, в полдень (28-го), они составляли угол в 53°, а в 10 часов вечера были тесно сомкнуты, так что каждая поднялась на $26^1/_2$°. В полдень 29-го они составляли угол в 118°, а в 10 часов вечера 54°, так что каждая поднялась на 32°. На следующий день они были еще больше открыты, и ночной подъем был сильнее, но углы не были измерены. Наблюдения производились еще над двумя другими проростками, и они вели себя в течение трех дней точно так же. Таким образом, семядоли с каждым последующим днем открываются все более и более и каждую ночь поднимаются приблизительно на 30°; следовательно, они только в течение первых двух ночей своей жизни располагаются вертикально и приходят в соприкосновение.

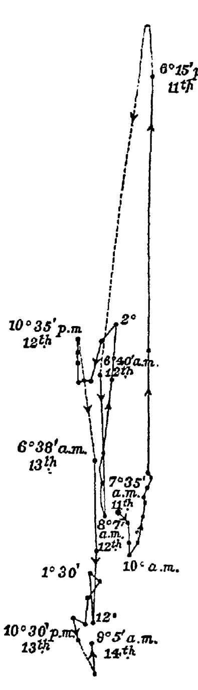


Рис. 30. *Lagenaria vulgaris*

Круговая нутация семядоли, имевшей в длину $1^1/_2$ дюйма; кончик ее отстоял всего на $4^3/_4$ дюйма от вертикальной стеклянной пластинки, на которой от 7 часов 35 минут утра 11 июля до 9 часов 5 минут утра 14-го зарисовывались ее движения. Приведенный здесь рисунок уменьшен до одной трети первоначальной величины.

Чтобы установить более точно природу этих движений, гипокотиль проростка с хорошо раскрытыми семядолями был привязан к небольшой палочке, а к одной из семядолей была прикреплена нить с бумажными треугольниками. Наблюдения производились при довольно тусклом освещении сверху, и температура все это время была между $17^1/_2$ и 18° C (63 и 65° F). Если бы температура была выше и свет ярче, движения были бы вероятно больше. 11 июля (см. рис. 30) от 7 часов 35 минут утра до 10 часов утра семядоля опускалась, затем она поднималась (после 4 часов дня быстро), пока в 8 часов 40 минут вечера не стала совсем вертикально. В течение раннего утра следующего дня (12-го) она опускалась и продолжала опускаться до 8 часов утра, после чего поднялась, затем опустилась и опять поднялась, так что к 10 часам 35 минутам вечера она стояла много выше, чем утром, но не вертикально, как предыдущей ночью. В течение следующего раннего утра и целого дня (13-го) она опускалась и нутировала по кругу, но, как показало наблюдение поздно вечером, не поднялась, что было обусловлено, вероятно, недостатком тепла или света, или того и другого. Таким образом, мы видим, что с каждым последующим днем семядоли становились в полдень более широко открытыми и что каждую ночь они значительно поднимались, хотя и не принимали вертикального положения, за исключением первых двух ночей.

Cucumis dudaim (Cucurbitaceae). — Два проростка сначала днем раскрыли свои семядоли — один на 90°, а другой даже больше, — и оставались прибли-

зительно в том же положении до 10 часов 40 минут вечера, но к 7 часам следующего утра у проростка, семядоли которого прежде были раскрыты на 90°, они стояли вертикально и были плотно сомкнуты. Позднее утром они открылись обычным образом. Поэтому можно думать, что семядоли этого растения закрываются и открываются в несколько иные периоды, чем семядоли ранее описанных видов родственных родов Cucurbita и Lagenaria.

Opuntia basilaris (Cacteae). — Над проростком производились тщательные наблюдения по той причине, что по внешнему виду и по общему характеру зрелого растения представлялось весьма неправдоподобным, чтобы гипокотиль или семядоли могли в заметной степени нутировать по кругу. Семядоли были хорошо развиты, имея в длину 0,9 дюйма, в ширину 0,22 дюйма и в толщину 0,15 дюйма. Почти цилиндрический гипокотиль, несший на своей верхушке крошечную шиповидную почку, имел в высоту только 0,45 дюйма и 0,19 дюйма в диаметре. Чертеж (рис. 31) показывает комбинированное движение гипокотиля и одной из семядолей от 4 часов 45 минут дня 28 мая до 11 часов утра 31-го. 29-го был описан почти правильный эллипс. 30-го гипокотиль двигался, по какой-то неизвестной причине, в одном общем направлении по зигзагообразной линии, но между 4 часами 30 минутами дня и 10 часами вечера был почти закончен второй небольшой эллипс. Семядоли двигаются лишь немного вверх и вниз: так, в 10 часов 15 минут вечера они стояли только на 10° выше, чем в полдень. Следовательно, движение совершается главным образом гипокотилем, по крайней мере, когда семядоли довольно стары, как в настоящем случае. Длинная ось эллипса, описанного 29-го, направлена к линии, соединяющей две семядоли, почти под прямым углом. Действительное перемещение шарика на конце нити, насколько можно было установить, составляло около 0,14 дюйма.

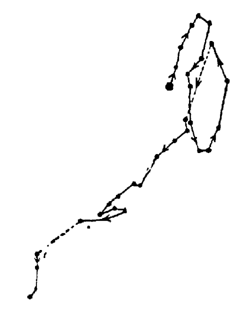


Рис. 31. *Opuntia basilaris*

Соединенная круговая нутация гипокотиля и семядоли. Нить была прикреплена к семядоле в продольном направлении; движение зарисовывалось в течение 66 часов на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение конечного шарика, увеличенное приблизительно в 30 раз, здесь уменьшено до одной трети. Проросток находился в теплице и был слабо освещен сверху.

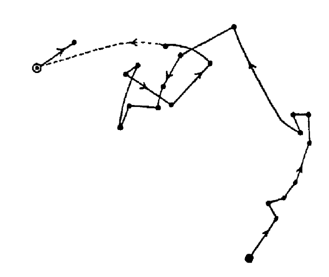


Рис. 32. *Helianthus annuus*

Круговая нутация гипокотиля с нитью, прикрепленною поперек его верхушки, от 8 часов 45 минут утра до 10 часов 45 минут вечера и в течение одного часа на следующее утро, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке в темноте. Движение шарика увеличено в 21 раз, здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Helianthus annuus (Compositae). — Верхняя часть гипокотиля двигалась в течение дневного времени по пути, показанному на прилагаемом рисунке (рис. 32). Так как линия проходит в различных направлениях, несколько раз пересекая самое себя, то движение можно рассматривать как круговую нутацию. Наибольшее действительное расстояние, которое было пройдено, составляло по крайней мере 0,1 дюйма. Производились наблюдения над движением семядолей двух проростков; один стоял против северо-восточного окна, а другой был так слабо освещен сверху, что находился почти в темноте. Семядоли продолжали опускаться приблизительно до полудня, когда они начали подниматься; но между 5 и 7 или 8 часами вечера они или немного опускались, или двигались в сторону и затем снова начали подниматься.

В 7 часов следующего утра семядоли растения, находившегося у северо-восточного окна, открылись так незначительно, что стояли под углом в 73° над горизонтом, и больше наблюдения над ними не производились. Семядоли проростка, который находился почти в полной темноте, опускались в течение всего дня, не поднимаясь около полудня, но поднимались в течение ночи. На третий и четвертый день они продолжали опускаться, причем это опускание не чередовалось с периодами восходящего движения, что было обусловлено, несомненно, отсутствием света.

Primula sinensis (Primulaceae). — В день, когда освещение было приблизительно равномерно, проросток был помещен у северо-восточного окна таким образом, что обе семядоли были расположены параллельно окну, и к одной из них была прикреплена нить. Из наблюдений, сделанных позже на другом проростке, стебель которого был прикреплен к палочке, следует, что движение, показанное на прилагаемом рисунке (рис. 33), было произведено главным образом гипокотилем, хотя, несомненно, и семядоли в течение как дня, так и ночи движутся в известной степени вверх и вниз. Движения того же самого проростка зарисовывались на следующий день приблизительно с тем же результатом; не подлежит сомнению, что гипокотиль совершает круговую нутацию.

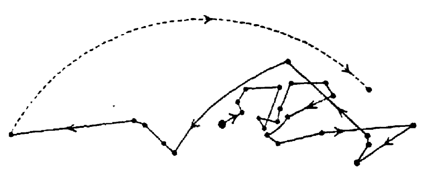


Рис. 33. *Primula sinensis*

Соединенная круговая нутация гипокотиля и семядоли от 8 часов 40 минут утра до 10 часов 45 минут вечера, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке. Движение шарика увеличено примерно в 26 раз.

Cyclamen persicum (Primulaceae).— Обычно полагают, что это растение образует только одну семядолю, но д-р Г. Гресснер * показал, что после длительного промежутка времени развивается и вторая семядоля. Гипокотиль превращается в шарообразный клубень даже раньше, чем из почвы появляется первая семядоля со своей плотно свернутой пластинкой и с изогнутым в форме дуги черешком, похожим на изогнутый гипокотиль или эпикотиль любого обыкновенного двудольного растения. Стеклянная нить была прикреплена к семядоле, высотою в 0,55 дюйма, у которой черешок выпрямился и стоял почти вертикально, но пластинка раскрылась еще не вполне. Ее движения зарисовывались в течение $24^1/_2$ часов на горизонтальной стеклянной пластинке с увеличением в 50 раз. За этот промежуток времени она описала два небольших неправильных круга. Следовательно, она нутировала по кругу, хотя и в чрезвычайно малой степени.

Stapelia sarpedon (Asclepiadeae). — Это растение в зрелом возрасте походит на кактус. Сплюснутый гипокотиль мясист, утолщен в верхней части и несет две рудиментарные семядоли. Он пробивается через почву, имея форму дуги, причем рудиментарные семядоли сомкнуты или соприкасаются друг с другом. Нить была прикреплена почти вертикально к гипокотилю проростка высотою в полдюйма, и его движения зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке (рис. 34) в течение 50 часов. По какой-то неизвестной причине он наклонился в одну сторону и так как при этом он двигался зигзагообразно, то, вероятно, нутировал по кругу, но едва ли у какого-либо другого проростка, над которым мы производили наблюдения, это движение было выражено так неясно.

Ipomoea coerulea, или *Pharbitis nil* (Convolvulaceae). — Над проростками этого растения наблюдения производились по той причине, что оно принад-

* «Bot. Zeitung», 1874, p. 837.

лежит к вьющимся, у которых верхние междоузлия нутируют по кругу заметным для глаза образом, однако, как и у других вьющихся растений, у этого несколько первых поднимающихся над землею междоузлий достаточно крепки, чтобы держаться, и поэтому не нутируют по кругу сколько-нибудь заметным образом.* В этом частном случае пятое междоузлие (включая и гипокотиль) являлось первым, которое ясно нутировало по кругу и обвивалось вокруг палочки. Поэтому у нас возникло желание выяснить, можно ли подметить круговую нутацию у гипокотиля, если тщательно производить наблюдения по нашему обычному способу. Два проростка были помещены в темноте с нитями, прикрепленными к верхней части их гипокотилей; но по обстоятельствам, не заслуживающим пояснения, их движения зарисовывались только в течение короткого времени. Один передвинулся трижды вперед и дважды назад приблизительно в противоположных направлениях за 3 часа 15 минут, а другой — дважды вперед и дважды назад за 2 часа 22 минуты. Таким образом, гипокотиль нутировал по кругу с замечательно большой скоростью. Можно еще добавить, что к верхушке второго междоузлия над семядолями небольшого растения в $3^1/_2$ дюйма высотою была наискось прикреплена нить, и движения зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке. Растение нутировало по кругу, и действительное расстояние, пройденное им из стороны в сторону, составляло четверть дюйма, т. е. было слишком незначительно, чтобы его можно было заметить без помощи меток.



Рис. 34. *Stapelia sarpedon*

Круговая нутация гипокотиля, освещенного сверху, от 6 часов 45 минут утра 26 июня до 8 часов 45 минут утра 28-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Темп. 23—24° С. Движение шарика увеличено в 21 раз.

Движения семядолей интересны своей сложностью и быстротой, а также в некоторых других отношениях. Гипокотиль (в 2 дюйма высотою) крепкого проростка был привязан к палочке, и к одной из семядолей была прикреплена нить с бумажными треугольниками. Растение целый день находилось в теплице, но в 4 часа 20 минут дня (20 июня) было помещено в доме, под потолочным окном, и в течение дня и ночи над ним при случае производились наблюдения. От 4 часов 20 минут дня до 10 часов 15 минут вечера семядоля немного опустилась по слегка зигзагообразной линии. Вскоре после полуночи (12 часов 30 минут ночи) наблюдалось очень слабое поднятие, а к 3 часам 45 минутам утра — значительное. При следующем наблюдении, в 6 часов 10 минут утра (21-го), семядоля оказалась сильно опустившейся. Тогда же был начат новый рисунок (см. рис. 35), и вскоре после этого, в 6 часов 42 минуты утра, семядоля немного поднялась. В течение утра наблюдения производились над нею приблизительно через каждый час, а между 12 часами 30 минутами дня и 6 часами дня — через каждые полчаса. Если бы наблюдения делались через такие короткие интервалы в течение целого дня, рисунок был бы слишком запутанным, чтобы его можно было скопировать. Как показывает рисунок, семядоля двигалась вверх и вниз в течение 16 часов 20 минут (т. е. между 6 часами 10 минутами утра и 10 часами 30 минутами вечера) тринадцать раз.

Семядоли этого проростка опускались в течение вечера и начала ночи, но поднимались поздней ночью. Так как такое движение необычно, то были подвергнуты наблюдению семядоли двадцати других проростков; они стояли почти или вполне горизонтально в полдень, а в 10 часов вечера все были на-

* «Движения и повадки лазящих растений», см. этот том, стр. 62.

клонены под различными углами. Наиболее обычный угол был между 30° и 50°, но три стояли под углом приблизительно в 50° и одна на 70° ниже горизонта. Пластинки всех этих семядолей достигли почти полной своей величины, а именно от 1 до $1^1/_2$ дюйма в длину при измерении вдоль их средних жилок. Замечателен тот факт, что пока они молоды, — т. е. меньше, чем полдюйма в длину при измерении по тому же способу, — они вечером не опускаются вниз. Следовательно, их вес, который является значительным, когда они достигают почти полного развития, вероятно, играл роль при первоначальном возникновении нисходящего движения. На периодичность этого движения оказывает большое влияние степень освещения, которому проростки подвергались в течение дня, ибо семядоли трех проростков, выдержанных в темном месте, начали опускаться около полудня, вместо позднего вечера, а семядоли другого проростка были почти парализованы вследствие того, что их выдерживали подобным же образом в темноте в течение целых двух дней. Семядоли нескольких других видов Ipomoea поздним вечером точно так же опускаются вниз.

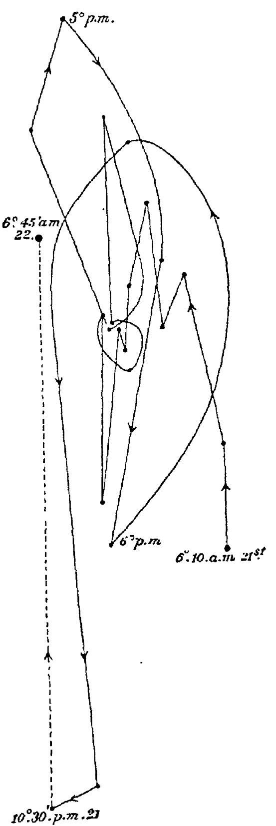


Рис. 35. *Ipomoea caerulea*

Круговая нутация семядоли от 6 часов 10 минут утра 21 июня до 6 часов 45 минут утра 22-го, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке. Семядоля с черешком в 1,6 дюйма длиною; верхушка ее пластинки была удалена от вертикальной стеклянной пластинки на 4,1 дюйма, так что движение увеличено незначительно. Темп. 20° С.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни].

Cerinthe major (Borragineae). — Круговая нутация гипокотиля молодого проростка с едва раскрытыми семядолями показана на прилагаемом рисунке (рис. 36), который, повидимому, представляет четыре или пять неправильных эллипсов, описанных в течение немногим более 12 часов. Над двумя более старыми проростками производились такие же наблюдения, с тем только отличием, что один из них выдерживался в темноте; их гипокотили также нутировали по кругу, но более простым образом. Семядоли проростка, выставленного на свет, опускались с раннего утра до начала послеполуденного времени, а затем непрерывно поднимались до 10 часов 30 минут вечера или позже. Семядоли этого проростка вели себя в общем точно так же в течение двух следующих дней. Предварительно над ним были поставлены опыты в темноте и, после того как он был выдержан таким образом всего лишь 1 час 40 минут, семядоли начали в 4 часа 30 минут дня опускаться, вместо того чтобы продолжать подниматься до поздней ночи.

Nolana prostrata (Nolaneae). — Движения не зарисовывались, но горшок с проростками, находившимися в течение часа в темноте, был помещен под микроскоп с окуляр-микрометром, установленным таким образом, что каждое деление равнялось $^1/_{500}$ дюйма. Верхушка одной из семядолей пересекла немного наискось четыре деления за 13 минут; в то же время она опускалась, на что указывал ее выход из фокуса. Проростки были снова помещены в темноту на один час, после чего верхушка пересекла два деления в 6 минут 18 секунд, т. е. почти с той же скоростью, что и раньше.

После нового пребывания в темноте в течение часа, она прошла два деления в 4 минуты 15 секунд, т. е. с большей скоростью. Во второй половине дня, после более длительного пребывания в темноте, верхушка была неподвижна, но через некоторое время снова начала двигаться, хотя и медленно, — может быть, в комнате было слишком холодно. Если судить по предыдущим случаям, то едва ли можно сомневаться в том, что этот проросток нутировал по кругу.

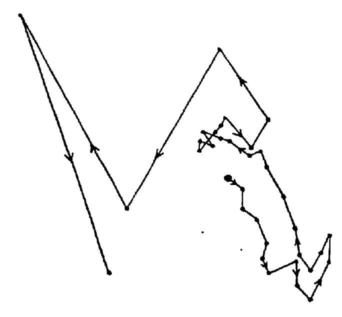


Рис. 36. *Cerinthe major*

Круговая нутация гипокотиля с нитью, прикрепленной к его верхушке, и освещенного сверху, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 9 часов 26 минут утра до 9 часов 53 минут вечера 25 октября. Движение шарика увеличено в 30 раз, здесь уменьшено до одной трети первоначальной величины.

Solanum lycopersicum (Solaneae). — В течение семи часов велись наблюдения над движениями гипокотилей двух проростков помидора, и не могло быть сомнений в том, что они оба нутировали по кругу. Они были освещены сверху, но случайно немного света проходило и сбоку, и из приводимого рисунка (рисунок 37) можно видеть, что гипокотиль двигался в эту сторону (верхнюю на рисунке), делая на своем пути небольшие петли и зигзаги. Движения семядолей также зарисовывались и на вертикальной, и на горизонтальной стеклянных пластинках; их углы с горизонтом точно также измерялись в различные часы. Они опускались от 8 часов 30 минут утра (17 октября) приблизительно до полудня; затем они двигались в сторону по зигзагообразной линии и около 4 часов дня начали подниматься; это продолжалось до 10 часов 30 минут вечера, когда семядоли уже стояли вертикально и находились в состоянии сна. В котором часу ночи или раннего утра они начали опускаться, установлено не было. Вследствие бокового движения вскоре после полудня нисходящие и восходящие линии не совпадали, и в течение каждых 24 часов описывались неправильные эллипсы. Как мы увидим в дальнейшем, правильная периодичность этих движений нарушается, если проростки находятся в темноте.

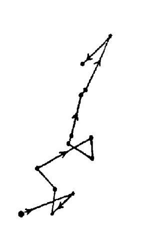


Рис. 37. *Solanum lycopersicum*

Круговая нутация гипокотиля, с нитью, прикрепленной поперек его верхушки, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 10 часов утра до 5 часов вечера 24 октября. Освещение наискось сверху. Движение шарика увеличено приблизительно в 35 раз, здесь уменьшено до одной трети первоначальной величины.

Solanum palinacanthum. — Наблюдения велись над несколькими дугообразно согнутыми гипокотилями, которые возвышались над поверхностью почвы приблизительно на 0,2 дюйма, но семядоли их находились еще в земле. Из рисунков было видно, что гипокотили нутировали по кругу. Более того, в нескольких случаях в глинистом песке, который окружал согнутые гипокотили, можно было видеть небольшие открытые круглые отверстия или щели, которые, повидимому, были сделаны гипокотилями, изгибавшимися при росте сначала в одну, а затем в другую сторону. В двух случаях наблюдалось, что вертикальные дуги отодвигались на значительное расстояние от той точки, где под землей находились семядоли; это движение, которое было отмечено и еще несколько раз и которое, повидимому, способствует освобождению семядолей от находящихся в почве семенных покровов, обусловливается тем, что гипокотиль начинает выпрямляться. Чтобы предупредить это последнее движение, два колена дуги, верхушка которой находилась на уровне поверхности почвы, были связаны

вместе, причем предварительно земля вокруг них была удалена на небольшую глубину. Движение дуги в течение 47 часов в этих неестественных условиях представлено на прилагаемом рисунке.

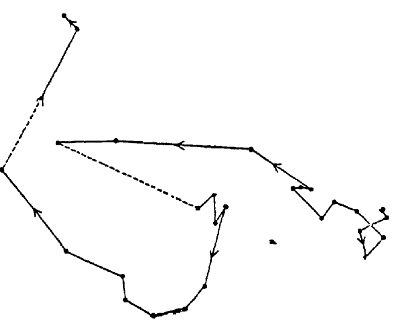


Рис. 38. *Solanum palinacanthum*

Круговая нутация дугообразно согнутого гипокотиля, только что вышедшего из почвы, со связанными вместе коленами, от 9 часов 20 минут утра 17 декабря до 8 часов 30 минут утра 19-го, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение шарика увеличено в 13 раз, но нить, которая была прикреплена наискось к верхушке дуги, была необычной длины.

Семядоли нескольких проростков, находившихся в теплице, около полудня 13 декабря были горизонтальны; в 10 часов вечера они поднялись над горизонтом на 27°; в 7 часов следующего утра, перед тем как рассвело, они стояли выше горизонта на 59°, а в полдень того же дня оказались снова горизонтальными.

Beta vulgaris (Chenopodeae). — Проростки необычайно чувствительны к свету, так что хотя в первый день их открывали лишь на две или три минуты при каждом наблюдении, все они постоянно двигались в ту сторону комнаты, откуда шел свет, и рисунки состояли только из слегка зигзагообразных линий, направленных к свету. На следующий день растения были помещены в совершенно темную комнату и при каждом наблюдении освещались сверху, по возможности вертикально, небольшой восковой свечкой. Прилагаемый рисунок (рис. 39) показывает движение гипокотиля в этих условиях в течение 9 часов. Над другим проростком наблюдения производились в то же время и таким же способом, и рисунок имел тот же своеобразный характер, что было обусловлено частыми движениями гипокотиля туда и обратно по почти параллельным линиям. Движение третьего гипокотиля значительно отличалось от предыдущих.

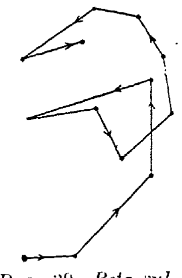


Рис. 39. *Beta vulgaris*

Круговая нутация гипокотиля, с нитью, прикрепленной наискось поперек его верхушки, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 25 минут утра до 5 часов 30 минут вечера 4 ноября. Движение шарика увеличено в 23 раза, здесь уменьшено до одной трети первоначальной величины.

Мы старались проследить движения семядолей, и для этой цели несколько проростков были помещены в темноту, но они двигались ненормальным образом: поднимались непрерывно от 8 часов 45 минут утра до 2 часов дня, затем двигались в стороны и с 3 часов дня до 6 часов вечера опускались, тогда как семядоли, которые весь день подвергались действию света, поднимаются вечером настолько, что ночью стоят вертикально; впрочем, это относится только к молодым проросткам. Например, 15 ноября утром шесть проростков в оранжерее сначала частично раскрыли свои семядоли, а в 8 часов 45 минут вечера все полностью закрылись, так что их правильно было бы назвать спящими. Далее, утром 27 ноября семядоли четырех других проростков, которые были окружены экраном из коричневой бумаги, так что получали свет только сверху, были открыты, составляя друг с другом угол в 39°; в 10 часов вечера они были полностью закрыты; на следующее утро (28 ноября) в 6 часов 45 минут, пока было еще темно, две из них уже были частично раскрыты, и все раскрылись в течение утра; но в 10 часов 20 минут вечера все четыре (не говоря о девяти дру-

гих, которые были раскрыты утром, и еще о шести из другого опыта) снова полностью закрылись. Утром 29-го они были открыты, но ночью только у одного из четырех проростков семядоли были закрыты, и то лишь частично; у трех других они были приподняты гораздо больше, чем в течение дня. Ночью 30-го семядоли всех четырех были лишь слегка приподняты.

Ricinus Borboniensis (Euphorbiaceae). — Семена были куплены под этим названием,—вероятно, это разновидность обыкновенной клещевины. Как только согнутый гипокотиль заметно поднялся над поверхностью земли, к его верхнему колену, на котором находились скрытые еще в почве семядоли, была прикреплена нить, и движение шарика зарисовывалось на горизонтальной стеклянной пластинке в течение 34 часов. Зарисованные линии были сильно зигзагообразны, и так как шарик дважды двигался назад по двум различным направлениям почти параллельно к своему прежнему пути, то не могло быть сомнения в том, что согнутый гипокотиль нутировал по кругу. К концу 34-часового периода верхняя часть начала подниматься и выпрямляться, извлекая семядоли из почвы, так что движения шарика нельзя было далее зарисовывать на пластинке.

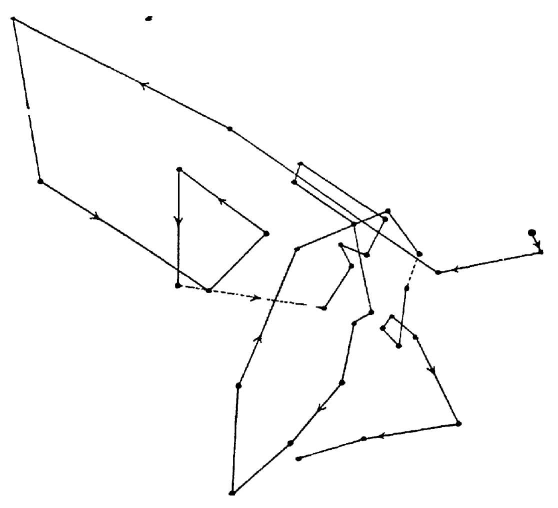


Рис. 40. *Quercus* (американский вид)

Круговая нутация молодого стебля от 12 часов 50 минут дня 22 февраля до 12 часов 50 минут дня 24-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение шарика вначале увеличено сильно, но к концу наблюдений незначительно — в среднем приблизительно в 10 раз.

Quercus (американский вид) (Cupuliferae). — Желуди американского дуба, проросшие в Кью, были посажены в теплице в горшок. Эта пересадка приостановила их рост, но через некоторое время один из проростков достиг высоты пяти дюймов, если мерить до кончиков небольших, частично еще не распустившихся листьев на верхушке, и имел здоровый вид. Он состоял из шести очень тонких междоузлий неравной длины. Принимая во внимание эти обстоятельства и природу растения, мы не были уверены, что проросток будет нутировать по кругу. Однако приведенный рисунок (рис. 40) показывает, что он заметно нутировал, много раз меняя свой путь и двигаясь в течение 48-часового наблюдения по всем направлениям. Рисунок представляет, повидимому, 5 или 6 неправильных овалов или эллипсов. Действительно пройденный из стороны в сторону путь (за исключением одного большого отклонения влево) составлял около 0,2 дюйма; но определить его длину было трудно, так как вследствие быстрого роста стебля прикрепленная нить к концу наблюдений была значительно дальше от находившейся внизу отметки, чем вначале. Необходимо отметить, что горшок был помещен в северо-восточной комнате, внутри глубокого ящика, который вначале не был закрыт сверху, так что внутри его часть проростка, обращенная к окнам, была освещена несколько сильнее, чем противоположная, и в течение первого утра стебель передвинулся в этом направлении (на рисунке влево)

на большее расстояние, чем позже, когда ящик был полностью защищен от света.

Quercus robur. — Наблюдения велись только над движениями корешков прорастающих желудей, которым была предоставлена возможность расти вниз, по способу, описанному прежде, над закопченными стеклянными пластинками, наклоненными к горизонту под углами от 65 до 69°. В четырех случаях оставленные следы были почти прямые, но кончики надавливали на стекло то с большей, то с меньшей силой, о чем свидетельствовали неравномерная толщина следов и сохранившиеся узенькие поперечные мостики из сажи. В пятом случае след был слегка змеевидный, т. е. кончик двигался немного из стороны в сторону. В шестом случае (рис. 41,А) он был ясно змеевидный, и верхушка надавливала на стекло почти равномерно на всем протяжении своего пути. В седьмом случае (В) верхушка и двигалась из стороны в сторону, и надавливала на стекло попеременно с различной силой, так что движение частично совершалось в двух плоскостях, расположенных под прямым углом одна к другой. В восьмом и последнем случае (С) верхушка очень мало перемещалась в стороны, но поочередно то удалялась от стекла, то снова приходила с ним в соприкосновение. Не может быть сомнения в том, что в последних четырех случаях корешок дуба при своем росте вниз нутировал по кругу.

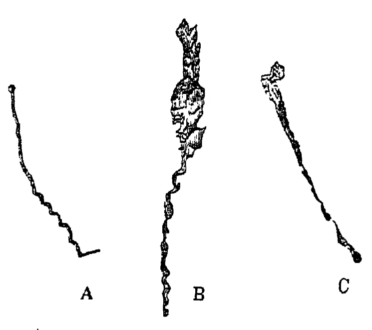


Рис. 41. *Quercus robur*

Следы, оставленные на наклонных закопченных стеклянных пластинках кончиками корешков, росших вниз. Пластинки А и С наклонены к горизонту на 65°, пластинка В — на 68°.

Corylus avellana (Corylaceae). — Эпикотиль пробивается сквозь почву в форме дуги, но у первого исследованного экземпляра верхушка сгнила, и эпикотиль на некотором расстоянии рос в почве, подобно корню, извилисто, почти в горизонтальном направлении. В результате этого повреждения он выпустил возле подземных семядолей два вторичных побега, и замечательно, что оба они имели форму дуги, подобно нормальному эпикотилю в обычных случаях. Вокруг одного из этих согнутых вторичных побегов почва была удалена, и к базальному колену его была прикреплена стеклянная нить. Растение вместе с нитью было помещено во влажную атмосферу, под металлической коробкой со стеклянной крышкой, и освещалось, следовательно, только сверху. Повидимому, вследствие устранения давления земли с боков, конечная, согнутая вниз часть побега тотчас же начала двигаться вверх, так что через 24 часа она составляла с нижней частью прямой угол. Эта нижняя часть, к которой была прикреплена нить, также выпрямилась и отодвинулась от верхней несколько назад. В результате, на горизонтальной стеклянной пластинке была зарисована длинная линия, которая местами была прямой, местами же ясно зигзагообразной, что указывало на круговую нутацию.

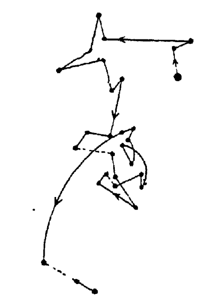


Рис. 42. *Sorylus atellana*

Круговая нутация молодого побега, отходившего от эпикотиля, верхушка которого была повреждена, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 9 часов утра 2 февраля до 8 часов утра 4-го. Движение шарика увеличено приблизительно в 27 раз.

На следующий день наблюдения велись над другим вторичным побегом. Он был несколько старше, и верхняя часть его, вместо того чтобы свисать вертикально вниз, стояла над горизонтом под углом в 45°. Верхушка побега выдавалась наклонно над почвой на 0,4 дюйма, но под конец наших наблюдений, продолжавшихся 47 часов, он вырос, главным образом, в основной части до высоты 0,85 дюйма. Нить была прикреплена поперечно к базальной и почти вертикальной половине побега непосредственно под самым нижним чешуеобразным придатком. Пройденный в круговом нутационном движении путь представлен на прилагаемом рисунке (рис. 42). Действительное расстояние между крайними боковыми точками пути составляло около 0,04 дюйма.

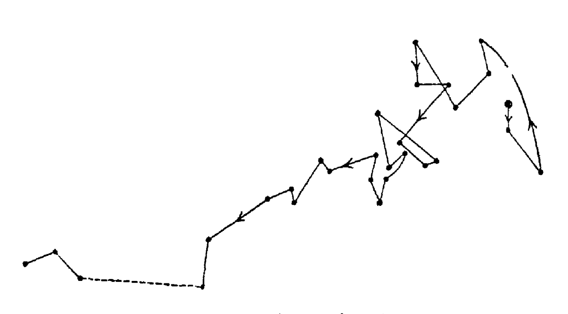


Рис. 43. *Pinus pinaster*

Круговая нутация гипокотиля, с нитью, прикрепленною поперек его верхушки, от 10 часов утра 21 марта до 9 часов утра 23-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Проросток находился в темноте. Движение шарика увеличено приблизительно в 35 раз.

Pinus pinaster (Coniferae). — Молодой гипокотиль, у которого верхушки семядолей были еще заключены внутри семенных покровов, первоначально имел в высоту только 0,35 дюйма; однако верхняя часть его росла так быстро, что к концу наших наблюдений его высота составляла 0,6 дюйма; в это время несколько ниже верхушки была прикреплена нить. По какой-то неизвестной причине гипокотиль передвинулся далеко влево, но не могло быть сомнений (рис. 43), что он нутировал по кругу. Такие же наблюдения велись еще над одним гипокотилем, который также двигался в ту же самую сторону по сильно зигзагообразной линии. Это боковое движение не было вызвано ни прикреплением стеклянных нитей, ни действием света, ибо при каждом наблюдении свет падал только прямо сверху.

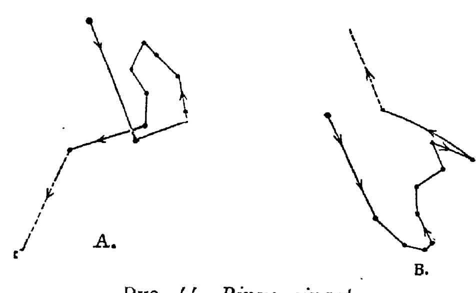


Рис. 44. *Pinus pinaster*

Круговая нутация двух супротивных семядолей от 8 часов 45 минут утра до 8 часов 35 минут вечера 25 ноября, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение кончика в А увеличено приблизительно в 22 раза и здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

Гипокотиль проростка был привязан к маленькой палочке. Он имел девять семядолей, с виду отличавшихся одна от другой и расположенных по кругу. Наблюдались движения двух из них, почти противоположных друг другу. Верхушка одной была окрашена в белый цвет, а внизу помещена метка; начерченная фигура (рис. 44, A) показывает, что в течение приблизительно 8 часов семядоля описала неправильный круг. В течение ночи она передвинулась на значительное расстояние в направлении, указанном прерывистой линией. К другой семядоле была прикреплена в продольном направлении стеклянная нить, и она описала почти замкнутую (рис. 44, B) неправильную округлую фигуру в течение приблизительно

12 часов. За ночь эта семядоля также передвинулась на значительное расстояние в направлении, указанном прерывистой линией. Следовательно, семядоли нутируют по кругу независимо от движения гипокотиля. Хотя они много двигались в течение ночи, но все же не приближались друг к другу настолько, чтобы принять более вертикальное положение, чем днем.

Cycas pectinata (Cycadeae). — Большие семена этого растения выпускают при прорастании сперва один единственный лист, который пробивается через почву с черешком, согнутым дугою, и со свернутыми листочками. Движения находившегося в этом положении листа, имевшего под конец наших наблюдений $2^1/_2$ дюйма в высоту, зарисовывались в теплой оранжерее при помощи стеклянной нити с бумажными треугольниками, прикрепленной поперек его верхушки. Рисунок (рис. 45) показывает, насколько сильны, сложны и быстры были круговые нутационные движения. Наибольшее расстояние, пройденное листом из стороны в сторону, составляло от 0,6 до 0,7 дюйма.

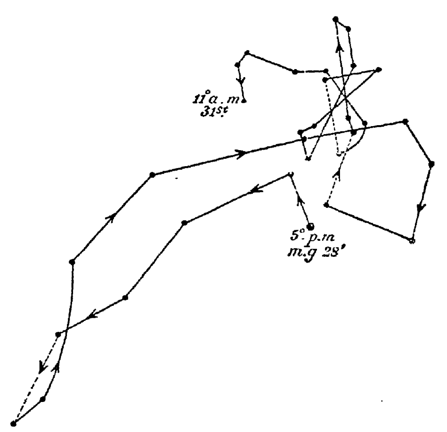


Рис. 45. *Cycas pectinata*

Круговая нутация молодого, выходящего из почвы листа, слабо освещенного сверху, от 5 часов дня 28 мая до 11 часов утра 31-го, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке. Движение увеличено в 7 раз, здесь уменьшено до двух третей первоначальной величины.

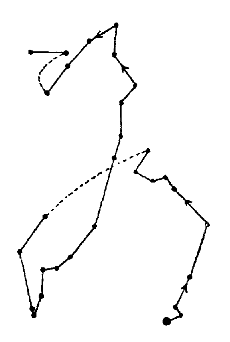


Рис. 46. *Canna Warscewiczii*

Круговая нутация перышка с нитью, прикрепленной наискось к внешнему влагалищеобразному листу, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 45 минут утра 9 ноября до 8 часов 10 минут утра 11-го. Движение шарика увеличено в 6 раз.

Canna Warscewiczii (Cannaceae). — Наблюдения велись над проростком, перышко которого выступало над поверхностью почвы на один дюйм, но в неблагоприятных условиях, так как проросток был вынесен из теплицы и помещен в недостаточно теплую комнату. Тем не менее, рисунок (рис. 46) показывает, что в течение 48 часов проросток сделал два или три неполных и неправильных круга или эллипса. Перышко прямое, и это был первый случай, когда мы наблюдали, что орган, только что пробившийся через почву, не был согнутым.

Allium cepa (Liliaceae). — Узкий зеленый лист, который выходит из семени обыкновенного лука как семядоля,* пробивается через почву в форме дуги, точно так же, как гипокотиль или эпикотиль двудольного растения. После того как дуга уже поднялась над поверхностью почвы, верхушка семядоли еще долго остается внутри семенных покровов, очевидно, поглощая имеющееся еще в изобилии содержимое семени. Вершина, или темя, дуги, когда она впервые выходит из семени и еще находится в земле, просто закруглена; но

* Это выражение употребляет Сакс в своем «Учебнике ботаники».

раньше, чем достигнуть поверхности, она принимает форму конической выпуклости белого цвета (вследствие отсутствия хлорофилла), в то время как примыкающие части зелены, с эпидермисом, повидимому, несколько более толстым и крепким, чем где-либо в другом месте. Мы можем, следовательно, заключить, что эта коническая выпуклость является специальным приспособлением для того, чтобы пробиваться через почву, до 2″* и имеет то же назначение, что и похожий на нож белый гребень на верхушке прямой семядоли у Gramineae. Через некоторое время верхушка освобождается от пустых семенных покровов и поднимается вверх, образуя прямой или еще чаще даже больший угол с нижней частью, а иногда и весь лист в целом становится почти прямым. Конический выступ, который первоначально составлял вершину дуги, оказывается теперь сбоку и принимает форму сочленения или колена, которое, вследствие образования хлорофилла, зеленеет и увеличи-

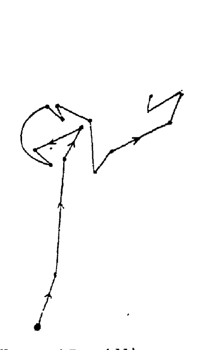


Рис. 47. *Allium cepa*

Круговая нутация базальной половины дугообразно согнутой семядоли от 8 часов 15 минут утра до 10 часов вечера 31 октября, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение шарика увеличено приблизительно в 17 раз.

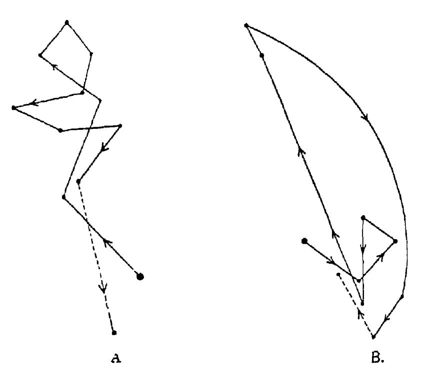


Рис. 48. *Asparagus officinalis*

Круговая нутация перышек с окрашенными в белый цвет кончиками и нанесенными ниже метками, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. A—молодое перышко; движение, от 8 часов 30 минут утра 30 ноября до 7 часов 15 минут следующего утра, зарисовано при увеличении приблизительно в 35 раз. B — более старое перышко; движение, от 10 часов 15 минут утра до 8 часов 10 минут вечера 29 ноября, зарисовано при увеличении приблизительно в 9 раз, но здесь уменьшено по сравнению с оригиналом наполовину.

вается в размерах. Тем, что эти семядоли редко или даже никогда полностью не выпрямляются, они замечательным образом отличаются от согнутых гипокотилей или эпикотилей двудольных растений в их окончательном состоянии. Своеобразным обстоятельством является также то, что суженный кончик верхней согнутой части неизменно увядает и отмирает.

Нить длиною в 1,7 дюйма была почти вертикально прикреплена ниже колена к базальной вертикальной части семядоли, и ее движения зарисовывались обычным способом в течение 14 часов. Приведенный здесь рисунок (рис. 47) указывает на круговую нутацию. Одновременно наблюдалось движение верхней части над коленом той же семядоли, которая была приподнята над горизонтом приблизительно под углом в 45°. Нить к ней не прикреплялась, но ниже верхушки, которая начала увядать и почти побелела, была помещена отметка, и таким образом ее движения зарисовывались.

* Габерландт кратко описал («Die Schutzeinrichtungen... Keimpflanze», 1877, S. 77) эту интересную структуру и цель, которой она служит. Он указывает, что хорошие рисунки семядоли лука были даны Титтманом, а также Саксом в его «Experimentelle Physiologie», S. 93.

Описанная фигура довольно близко походит на приведенную выше, и это показывает, что главным местопребыванием источника движения является нижняя, или базальная часть семядоли.

Asparagus officinalis (Asparageae). — Верхушка прямого перышка, или семядоли (ибо мы не знаем, как его следовало бы называть), была найдена на глубине 0,1 дюйма от поверхности почвы, после чего земля вокруг нее была удалена на глубину 0,3 дюйма. К верхушке была прикреплена наклонно стеклянная нить, и в темноте зарисовывалось движение шарика, увеличенное в 17 раз. В течение первых 1 часа 15 минут перышко двигалось вправо, а в течение двух следующих часов оно возвращалось по приблизительно параллельному, но сильно зигзагообразному пути. По какой-то неизвестной причине оно росло вверх, пробиваясь через почву, в наклонном направлении, а затем, вследствие апогеотропизма, приблизительно в течение 24 часов двигалось в том же общем направлении, но слегка зигзагообразно, до тех пор, пока не выпрямилось. На следующее утро оно совершенно изменило свой путь. Поэтому едва ли можно сомневаться, что, находясь в земле, перышко нутирует по кругу, насколько позволяет давление окружающей почвы. Поверхность почвы в горшке была затем покрыта тонким слоем очень мелкого глинистого песка, который поддерживался влажным, и после того как суживающиеся к концу проростки выросли в высоту на несколько десятых дюйма, каждый из них оказался окруженным небольшим открытым пространством или округлой трещиной в почве; это могло быть объяснено только тем, что они совершали круговые нутационные движения и таким образом отодвигали песок со всех сторон, ибо в других местах не было найдено даже следа каких-либо трещин.

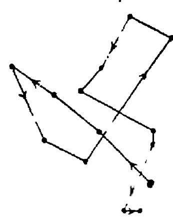


Рис. 49. *Phalaris Canariensis*

Круговая нутация семядоли с нанесенной ниже верхушки меткой, зарисованная на горизонтальной пластинке от 8 ч. 35 м. утра 26 ноября до 8 ч. 45 м. утра 27-го. Движение верхушки увеличено в 7 раз, здесь уменьшено наполовину.

С целью доказать, что это была круговая нутация, были зарисованы движения пяти проростков, имевших в высоту от 0,3 до 2 дюймов. Они были помещены в ящик и освещались сверху, но во всех пяти случаях длинные оси описанных фигур были направлены приблизительно в одну и ту же точку, так что, повидимому, через стеклянную крышу теплицы с одной стороны проходило больше света, чем с других. Все пять рисунков до известной степени походили друг на друга, и будет достаточно привести два из них. В А (рис. 48) проросток имел в высоту только 0,45 дюйма и состоял из одного междоузлия, несущего на своей верхушке почку. Между 8 ч. 30 м. утра и 10 ч. 20 м. вечера (т. е. в течение приблизительно 14 часов) верхушка описала фигуру, которая, вероятно, состояла бы из $3^1/_2$ эллипсов, если бы стебель до 1 часа дня не двигался в одну сторону и не возвращался затем обратно. На следующее утро верхушка находилась недалеко от исходной точки. Действительная длина пути, пройденного верхушкой из стороны в сторону, была очень невелика, а именно около $^1/_{18}$ дюйма. Проросток, движения которого показаны на рис. 48 В, имел в высоту $1^3/_4$ дюйма и состоял из трех междоузлий, не считая верхушечной почки. Фигура, описанная в течение 10 часов, представляет собою, повидимому, два неправильных и неравных эллипса или круга. Действительная длина пройденного верхушкой пути в той части, где свет не оказывал влияния, составляла 0,11 дюйма, а в части, в которой это влияние имело место — 0,37 дюйма. У проростка высотою в 2 дюйма было видно, даже без помощи какого-либо рисунка, что крайняя верхняя часть стебля поочередно изгибалась во все стороны горизонта, подобно стеблю вьющегося растения. При не-

большом усилении способности к нутированию по кругу и при увеличении гибкости стебля обыкновенная спаржа могла бы превратиться во вьющееся растение, как это случилось с одним видом этого рода, а именно, с *A. scandens*.

Phalaris Canariensis (Gramineae). — У злаков часть, которая раньше других выходит из почвы, некоторые авторы называют «шапочкой» (pileolus);[53] относительно ее гомологической природы высказывались различные взгляды. Некоторые большие авторитеты рассматривают ее как семядолю, и мы будем пользоваться этим термином, не отваживаясь высказать какое-либо собственное мнение по этому вопросу.* В данном случае «семядоля» представляет собою слегка сплюснутое красноватое влагалище, заканчивающееся вверху острым белым краем; оно заключает в себе настоящий зеленый лист, который пробивается наружу через щелевидное отверстие чуть ниже верхушки влагалища и под прямым углом к острому краю ее. Влагалище, пробивающееся через почву, остается прямым.

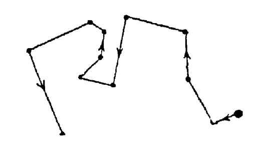


Рис. 50. *Phalaris Canariensis*

Круговая нутация очень молодой семядоли с нанесенной ниже верхушки меткой, от 11 часов 37 минут утра до 9 часов 30 минут вечера 13 декабря, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение верхушки сильно увеличено, здесь уменьшено до одной четверти первоначальной величины.

Вначале зарисовывались движения трех довольно старых проростков, около $1^1/_2$ дюйма высотою, незадолго до появления настоящих листьев. Они освещались исключительно сверху, ибо, как будет показано в дальнейшем, проростки чрезвычайно чувствительны к действию света, и если они хотя бы временно освещены с одной какой-либо стороны, то ясно изгибаются в эту сторону по слегка зигзагообразным линиям. Из трех рисунков здесь приводится только один (рис. 49). Если бы в течение 12 часов наблюдения производились чаще, то были бы описаны две овальные фигуры, длинные оси которых составляли бы одна с другой прямые углы. Действительная длина пути, пройденного верхушкой из стороны в сторону, была равна приблизительно 0,3 дюйма. Фигуры, описанные двумя другими проростками, до известной степени были похожи на фигуру, приведенную здесь на рисунке.

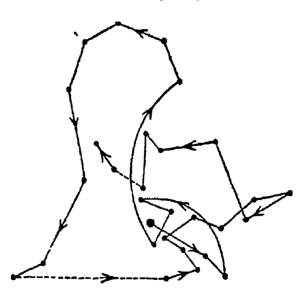


Рис. 51. *Zea mays*

Круговая нутация семядоли от 8 часов 30 минут утра 4 февраля до 8 часов утра 6-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение шарика увеличено в среднем приблизительно в 25 раз.

Вслед за этим такие же наблюдения производились над проростком, который только что пробился из почвы и выступал над ее поверхностью всего на $^1/_{20}$ дюйма. Для того чтобы поместить метку ниже верхушки, необходимо было на небольшую глубину удалить землю вокруг проростка. Рисунок (рис. 50) показывает, что верхушка двигалась в одну сторону, но в течение десятичасового наблюдения десять раз изменяла свой путь, так что не может быть никакого сомнения в том, что она нутировала по кругу. Причину общего движения в одном направлении едвали можно видеть в прохождении света сбоку, так как против этого были приняты тщательные меры предосторожности; мы полагаем, что это движение было как-то связано с удалением земли вокруг маленького проростка.

Наконец, почва в том же самом горшке была исследована при помощи лупы, и была найдена белая ножевидная верхушка проростка как раз на

* Мы обязаны преп. Дж. Генсло за обзор мнений, высказанных об этом предмете, а также за указания литературы.

уровне поверхности окружающей ее почвы. Вокруг этой верхушки почва была удалена на глубину четверти дюйма, но самое семя оставалось скрытым в земле. Горшок, защищенный от бокового освещения, был помещен под микроскоп с окуляр-микрометром, установленным таким образом, что каждое деление равнялось $^1/_{500}$ дюйма. Спустя 30 минут, наблюдения над верхушкой показали, что она, двигаясь немного наискось, пересекла два деления микрометра за 9 минут 15 секунд, а несколькими минутами позже прошла то же расстояние за 8 минут 50 секунд. Спустя три четверти часа наблюдения над проростком были возобновлены, и при этом оказалось, что верхушка, двигаясь заметно наискось, прошла два деления за 10 минут. Отсюда мы можем заключить, что она двигалась приблизительно со скоростью $^1/_{50}$ дюйма за 45 минут. Из этих и предыдущих наблюдений мы можем также сделать вывод, что проростки Phalaris, пробиваясь на поверхность почвы, нутируют по кругу, насколько позволяет окружающее давление. Этот факт объясняет (как в ранее описанном опыте со спаржей), почему вокруг нескольких проростков, пробивавшихся через очень мелкий глинистый песок, поддерживаемый в одинаково влажном состоянии, отчетливо были видны округлые узкие открытые пространства или щели.

Zea mays (Gramineae). — К верхушке семядоли, возвышавшейся над поверхностью почвы на 0,2 дюйма, была наискось прикреплена стеклянная нить; однако на третье утро, вследствие роста, семядоля сделалась ровно в три раза выше, так что расстояние шарика от метки внизу сильно возросло и, соответственно, в первый день рисунок (рис. 51) был увеличен много более, чем во второй. Верхняя часть семядоли в течение этих двух дней изменяла свое направление, по меньшей мере под прямым углом, шесть раз. Растение освещалось тусклым светом прямо сверху. Это была необходимая предосторожность, так как накануне мы зарисовали движения семядолей, находившихся в глубоком ящике, внутренняя часть которого слабо освещалась с одной стороны отдаленным северо-восточным окном, а при каждом наблюдении, кроме того, в течение одной-двух минут восковой свечкой, которую держали с той же стороны; результат был тот, что семядоли в течение целого дня передвигались в эту сторону, делая, правда, на своем пути ряд заметных изгибов; этот факт был единственным, на основании которого мы могли заключить, что семядоли нутировали по кругу: мы сочли, однако, более целесообразным сделать рисунок, приведенный выше.

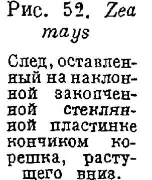


Рис. 52. *Zea mays*

След, оставленный на наклонной закопченной стеклянной пластинке кончиком корешка, растущего вниз.

Корешки. — Стеклянные нити были прикреплены к двум коротким корешкам, направленным почти вертикально вверх; при изгибании вниз вследствие геотропизма их пути были сильно зигзагообразны; из этого последнего обстоятельства можно было бы заключить, что они нутировали по кругу, если бы по истечении первых 24 часов их кончики слегка не подвяли, несмотря на смачивание и на высокую влажность воздуха. Вслед за этим девять корешков были установлены по ранее описанному способу таким образом, что при росте вниз они оставляли следы на закопченных стеклянных пластинках, составлявших с горизонтом различные углы от 45 до 80°. Почти каждый из этих следов своей неодинаковой шириной в различных частях или оставленными кое-где небольшими мостиками сажи отчетливо обнаруживал, что верхушки попеременно приходили в более или менее тесное соприкосновение со стеклом. На прилагаемом рисунке (рис. 52) мы имеем точную копию одного такого следа. Только в двух случаях (когда пластинки были сильно наклонены) были некоторые указания на слабое боковое дви-

жение. Поэтому мы полагаем, что трение верхушки о закопченную поверхность, как бы незначительно оно ни было, оказывалось достаточным, чтобы воспрепятствовать движению этих нежных корешков из стороны в сторону.

Avena sativa (Gramineae).— Семядоля высотою в $1^1/_2$ дюйма была помещена против северо-восточного окна, и движение верхушки в течение двух дней зарисовывалось на горизонтальной стеклянной пластинке. Она двигалась к свету по слегка зигзагообразной линии от 9 до 11 ч. 30 м. 15 октября; затем она двигалась немного назад и сильно зигзагообразно до 5 ч. дня, а позже и в течение ночи она продолжала двигаться к окну. На следующее утро то же движение продолжалось по приблизительно прямой линии до 12 ч. 40 м. дня, когда небо сделалось чрезвычайно темным из-за грозовых туч и оставалось таким до 2 ч. 35 м. дня. Было интересно наблюдать, как в течение этого промежутка времени в 1 ч. 55 м., когда свет был тусклым, круговая нутация превозмогала гелиотропизм, ибо верхушка, вместо того чтобы продолжать двигаться к окну по слегка зигзагообразной линии, четыре раза изменила свой путь, описывая два небольших узких эллипса. Диаграмма, относящаяся к этому случаю, будет приведена в главе о гелиотропизме.

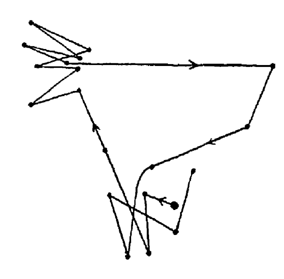


Рис. 53. *Nephrodium molle*

Круговая нутация очень молодого листа от 9 часов утра до 9 часов вечера 30 октября, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение шарика увеличено в 48 раз.

Вслед за тем нить была прикреплена к семядоле, имевшей всего $^1/_4$ дюйма в высоту и освещенной исключительно сверху; она находилась в теплой оранжерее и поэтому росла быстро. В этом случае не могло быть сомнений в том, что семядоля нутировала по кругу, так как в течение $5^1/_2$ часов она описала восьмерку, а также два небольших эллипса.

Nephrodium molle (Filices). — Проросток папоротника этого вида случайно появился в цветочном горшке возле своего родительского растения. Лист, доли которого были еще слабо развиты, имел только 0,16 дюйма в длину и 0,2 в ширину и поддерживался тоненьким, как волос, стержнем высотою в 0,23 дюйма. К кончику листа была прикреплена весьма тонкая стеклянная нить в 0,36 дюйма длиною. Движение было так сильно увеличено, что рисунок (рис. 53) нельзя признать вполне точным. Однако из него видно, что лист все время находился в весьма сложном движении, и в течение 12 часов наблюдения шарик восемнадцать раз резко изменял свой путь. Часто в течение получаса он возвращался по линии, почти параллельной своему прежнему пути. Больше всего движений было произведено между 4 и 6 часами вечера. Круговая нутация этого растения представляет интерес, ибо виды рода Lygodium хорошо известны тем, что они заметным образом нутируют по кругу и обвиваются вокруг каждого предмета, находящегося по соседству.



Рис. 54. *Selaginella Kraussii* (?)

Круговая нутация молодого растения, находившегося в темноте, от 8 ч. 45 м. утра до 10 ч. вечера 31 октября.

Selaginella Kraussii (?) (Lycopodiaceae). — Очень молодое растение этого вида, имевшее всего 0,4 дюйма в высоту, взошло в горшке, в теплице. Чрезвычайно тонкая стеклянная нить была прикреплена к кончику листовидного стебля, и движение шарика зарисовывалось на горизонтальной стеклянной пластинке. Как показано на рис. 54, в течение 13 ч. 15 м. наблюдения он изменял свой путь несколько раз и ночью возвратился к точке, находящейся недалеко от той, откуда утром он начал свое движение. Не могло быть никакого сомнения, что это маленькое растение нутировало по кругу.

ГЛАВА II

ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ О ДВИЖЕНИЯХ И РОСТЕ ПРОРОСТКОВ

Всеобщность кругового нутационного движения. — Корешки, значение их круговой нутации. — Способ их проникновения в почву. — Способ, при помощи которого гипокотили и другие органы пробиваются через почву в согнутом состоянии. — Своеобразный способ прорастания у Megarrhiza и др. — Недоразвитие семядолей. — Круговая нутация гипокотилей и эпикотилей, находящихся в земле в согнутом состоянии. — Их способность выпрямляться.— Разрыв семенных покровов. — Наследственный характер изгибания подземных гипокотилей. — Круговая нутация выпрямившихся гипокотилей и эпикотилей. — Круговая нутация семядолей. — Подушечки, или сочленения, семядолей, продолжительность их действия, рудиментарные сочленения у *Oxalis corniculata*, их развитие. — Чувствительность семядолей к свету и обусловливаемое ею нарушение их периодических движений. — Чувствительность семядолей к прикосновению.

В предыдущей главе были описаны круговые нутационные движения различных частей или органов значительного числа проростков. Здесь прилагается список семейств, когорт [отрядов], подклассов и т. д., к которым они принадлежат, расположенных и перенумерованных согласно классификации, принятой Гукером. * [54] Рассмотрев этот список, каждый увидит, что молодые растения, избранные для наблюдений, достаточно полно представляют собою весь растительный мир, за исключением низших тайнобрачных. Движения, совершаемые некоторыми из этих последних растений в зрелом возрасте, будут описаны в дальнейшем. Так как все проростки, над которыми велись наблюдения, включая хвойные, цикадовые и папоротники, относящиеся к наиболее древним типам растений, постоянно нутировали по кругу, то мы должны заключить, что этот вид движения свойствен проросткам всех видов.

ПОДЦАРСТВО I. — *ЯВНОБРАЧНЫЕ РАСТЕНИЯ*

КЛАСС I. — *ДВУДОЛЬНЫЕ*

Подкласс I. — *Покрытосемянные*

Семейства	Отряды
14. Cruciferae	II. Parietales
26. Caryophylleae	IV. Caryphyllales
36. Malvaceae	VI. Malvales
41. Oxalideae	VII. Geraniales
49. Tropaeoleae	»
52. Aurantiaceae	»

* В «General System of Botany» [«Общей системе ботаники»] Le Maout и Decaisne, 1873.

ПОДЦАРСТВО I. — *ЯВНОБРАЧНЫЕ РАСТЕНИЯ*

КЛАСС I. — *ДВУДОЛЬНЫЕ*

Подкласс I. — *Покрытосемянные*

(Продолжение)

70. Hippocastaneae	X. Sapindales
75. Leguminosae	XI. Rosales
106. Cucurbitaceae	XII. Passiflorales
109. Cacteae	XIV. Ficoidales
122. Compositae	XVII. Astrales
135. Primulaceae	XX. Primulales
145. Asclepiadeae	XXII. Gentianales
151. Convolvulaceae	XXIII. Polemoniales
154. Borragineae	»
156. Nolaneae	»
157. Solaneae	XXIV. Solanales
181. Chenopodieae	XXVII. Chenopodiales
202. Euphorbiaceae	XXXII. Euphorbiales
211. Cupuliferae	XXXVI. Quernales
212. Corylaceae	»

Подкласс II. — *Голосемянные*

223. Coniferae
224. Cycadeae

КЛАСС II. — *ОДНОДОЛЬНЫЕ*

22. Cannaceae	II. Amomales
34. Liliaceae	XI. Liliales
41. Asparageae	»
55. Gramineae	XV. Glumales

ПОДЦАРСТВО II. — *ТАЙНОБРАЧНЫЕ РАСТЕНИЯ*

1. Filices	I. Filicales
6. Licopodiaceae	»

Корешки. — Первое изменение, которое мы наблюдали у всех прорастающих семян, заключается в появлении корешка, немедленно изгибающегося книзу и стремящегося проникнуть в землю. Если земля не является очень рыхлой, то для достижения этого почти необходимо, чтобы семя было прижато книзу, дабы оно могло оказывать некоторое сопротивление, ибо в противном случае, вместо проникновения корешка в землю, наблюдается поднятие семени. Но семена часто покрываются землею, которую отбрасывают роющие четвероногие или разгребающие землю птицы, а также выделениями земляных червей, кучками экскрементов, гниющими ветвями деревьев и т. д., и таким образом оказываются прижатыми книзу. Часто им приходится попадать в трещины, когда почва суха, или в норки. Даже если семена лежат на поверхности почвы, первые развившиеся корневые волоски, прикрепляясь к камням или другим предметам на поверхности, могут удерживать на месте верхнюю часть корешка, между тем как его кончик в это время проникает в почву. Сакс показал, * как хорошо и точно корневые волоски при росте приспособляются к наиболее неправильным частицам почвы и плотно к ним прикрепляются. Это прикрепление осуществляется, повидимому, таким путем, что внешняя поверхность волоска размягчается или становится жидкой и вслед за тем затвердевает. Впослед-

* «Physiologie Végétale», 1868, pp. 199, 205.

ствии это будет описано более полно. По Саксу, такое тесное соединение играет важную роль в поглощении воды и растворенных в ней неорганических веществ. Механическая помощь, оказываемая корневыми волосками проникновению корешка в почву, имеет, вероятно, лишь второстепенное значение.

Едва показавшись из семенных покровов, кончик корешка начинает нутировать по кругу, и то же самое продолжает делать вся растущая зона, вероятно, в течение всего периода, пока продолжается рост. Это движение корешка было описано у Brassica, Aesculus, Phaseolus, Vicia, Cucurbita, Quercus и Zea. Сакс * заключал о его вероятности на основании того действия, которое геотропизм оказывал на корешки, установленные вертикально вверх, что было подтверждено и нашими наблюдениями, ибо если бы они оставались абсолютно перпендикулярными, то действие силы тяжести не могло бы вызвать их изгиб в ту или другую сторону. В указанных выше случаях круговая нутация наблюдалась или при помощи чрезвычайно тонких стеклянных нитей, прикрепленных к корешкам по ранее описанному способу, или же так, что корешкам предоставлялась возможность расти вниз над наклонными закопченными стеклянными пластинками, на которых они оставляли свои следы. В этом последнем случае змеевидный след (см. рис. 19, 21, 27, 41) ясно показывал, что кончик непрерывно двигался из стороны в сторону. Это боковое движение было слабым: в случае Phaseolus самое большое отклонение в обе стороны от средней линии составляло около 1 мм. Но имело место также и движение в вертикальной плоскости под прямым углом к наклонным стеклянным пластинкам. На это указывало то обстоятельство, что следы часто бывали то немного шире, то немного у́же вследствие того, что корешки надавливали на пластинки попеременно с большей и меньшей силой. Иногда поперек следов оставались небольшие мостики сажи, показывавшие, что в этих местах кончик приподнимался. Этот последний факт в особенности мог иметь место в том случае, когда корешок, вместо того чтобы двигаться прямо вниз по стеклу, делал полукруглый изгиб. Но рис. 52 показывает, что это могло случиться и тогда, когда след был прямолинейным. Приподнимаясь таким образом, кончик корня в одном случае оказался способным обогнуть сверху щетинку, приклеенную поперек наклонной стеклянной пластинки; но деревянные пластинки, имевшие всего $^1/_{40}$ дюйма в толщину, всегда заставляли корешки изгибаться под прямым углом в одну сторону, так что кончик не был в состоянии подняться на эту небольшую высоту в направлении, противоположном действию геотропизма.

В случаях, когда корешки с прикрепленными к ним нитями устанавливались почти вертикально, они изгибались вниз под влиянием геотропизма, совершая в то же время круговую нутацию, и поэтому их пути были зигзагообразны. Иногда, однако, они описывали большие дуги, причем линии их движения также были зигзагообразны.

Вероятно, можно совершенно предотвратить круговую нутацию корешков, если эти последние тесно окружены землею, даже хорошо

* «Über das Wachstum der Wurzeln», «Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg». Heft III, 1873, S. 460. Эта работа, помимо большого интереса ее по существу, заслуживает изучения, как пример тщательного исследования, и мы неоднократно будем иметь повод ссылаться на нее. Д-р Франк («Beiträge zur Pflanzenphysiologie», 1868, S. 81) еще раньше указал на тот факт, что геотропизм действует на корешки, установленные вертикально кончиком вверх, и объяснял это при помощи предположения, что их рост с различных сторон происходит неравномерно.

увлажненной и разрыхленной. Мы должны, однако, вспомнить, что нутирующие по кругу влагалищеобразные семядоли Phalaris, гипокотили Solanum и эпикотили Asparagus образовывали вокруг себя, в поверхностном слое влажного глинистого песка, небольшие округлые трещины или бороздки. Они были также в состоянии, подобно гипокотилям Brassica, нутируя по кругу и изгибаясь в сторону бокового освещения, образовывать во влажном песке прямые бороздки. В одной из следующих глав будет показано, что колебательное или круговое нутационное движение цветочных головок *Trifolium subterraneum* помогает им зарываться в землю. Поэтому возможно, что круговая нутация кончика корня немного помогает ему при его проникновении в почву. На нескольких из приведенных ранее диаграмм можно видеть, что в первое время после появления корешков из семени они движутся сильнее, чем в несколько более поздний период; но мы не собираемся решать, является ли это совпадение случайным или же приспособительным. Однако, когда молодые корешки *Phaseolus multiflorus* были вертикально прикреплены над самой поверхностью влажного песка с расчетом, что, достигнув ее, они тотчас же образуют в ней круговые бороздки, этого не случилось, — факт, который, по нашему мнению, может быть объяснен тем обстоятельством, что бороздка целиком заполнялась немедленно после своего образования вследствие быстрого увеличения толщины кончика корешка. Помогает ли круговая нутация корешку, окруженному рыхлой землей, проложить себе путь через нее, или же нет, — вряд ли можно сомневаться в большой важности этого движения, направляющего корешок по линии наименьшего сопротивления. Это можно будет увидеть в следующей главе, когда мы будем рассматривать чувствительность кончика к прикосновению. Если, однако, корешок при своем росте вниз пробьется наклонно в какую-либо щель или полость, оставленную сгнившим корнем или сделанную личинкой насекомого и, в особенности, червями, то круговое нутационное движение верхушки существенно поможет ему следовать вдоль такого открытого прохода; и мы действительно наблюдали, что корни обычно растут вниз по старым норкам червей. *

Когда корешок установлен горизонтально, или наклонно, его конечная растущая часть, как хорошо известно, изгибается вниз, к центру земли. Сакс ** показал, что при таком изгибании рост нижней поверхности сильно замедляется, между тем как рост верхней продолжается с нормальной скоростью, или даже может быть несколько усилен. Далее, прикрепив перекинутую через блок нить к помещенному горизонтально корешку значительной толщины, а именно, к корешку конского боба, Сакс показал, что этот последний обладает способностью поднимать тяжесть не более грамма, или 15,4 грана. Отсюда мы можем заключить, что геотропизм не сообщает корешку силы, достаточной для внедрения в почву, а только указывает ему (если можно так выразиться), по какому пути необходимо следовать. Раньше, чем нам стали известны более точные наблюдения Сакса, мы покрывали ровную по-

* См. также данные проф. Гензена, относящиеся к тому же явлению («Zeitschrift für wissen. Zool.», B. XXVIII, S. 354, 1877). Он заходит так далеко, что считает корни способными проникать в почву на большую глубину только по норкам, сделанным червями.

** «Arbeiten des Bot. Inst. Würzburg», Band I, 1873, S. 461. См. также стр. 397 о длине растущей зоны и стр. 451 о силе геотропизма.

верхность влажного песка самым тонким станиолем, какой только могли достать (0,02—0,03 мм или 0,00012—0,00079 дюйма в толщину), и помещали корешок непосредственно над ним в таком положении, что он рос почти отвесно вниз. Когда кончик приходил в соприкосновение с гладкой и ровной поверхностью, он изгибался под прямым углом и скользил по ней, не оставляя никакого следа. Между тем, станиоль был настолько гибок, что небольшая палочка мягкого дерева, заостренная на конце в той же степени, что и кончик корешка, и осторожно нагруженная тяжестью, не превышавшей четверти унции (120 гран), оставляла на нем ясное углубление.

Корешки обладают способностью проникать в почву с силой, обусловленной их продольным и поперечным ростом, причем сами семена прижимаются книзу тяжестью лежащей на них земли. У боба защищенный корневым чехликом кончик заострен, а растущий участок, имеющий от 8 до 10 мм в длину, является, как показал Сакс, значительно менее гибким, чем часть, расположенная непосредственно над ним и переставшая увеличиваться в длину. Мы пытались определить направленное вниз давление растущей части, помещая прорастающие бобы между двумя небольшими металлическими пластинками, причем на верхней находился груз, вес которого был известен. Затем корешку предоставлялась возможность врастать в узкое отверстие в дощечке, имевшее в глубину 2—3 десятых дюйма и закрытое внизу. Дощечка была обрезана таким образом, что короткая часть корешка между входом в отверстие и бобом (с трех сторон) не могла изогнуться вбок; было, однако, невозможно защитить четвертую сторону, прилежащую к бобу. Следовательно, пока корешок, продолжая увеличиваться в длину, оставался прямым, нагруженный боб, после достижения корешком дна неглубокого отверстия, должен был подниматься. Подготовленные таким образом и окруженные влажным песком бобы поднимали четверть фунта через 24 часа после того, как кончик корешка входил в отверстие. При большей нагрузке сами корешки всегда оказывались изогнутыми в незащищенную сторону. Однако этого, вероятно, не случалось бы, если бы они были со всех сторон окружены плотной землей. Правда, в этих опытах существовал возможный, хотя и мало вероятный, источник ошибок, ибо не было установлено, не продолжают ли сами бобы набухать в течение нескольких дней после того, как они проросли и к ним был применен наш способ обработки, заключавшийся в том, что их оставляли сначала на 24 часа в воде, затем проращивали в очень влажном воздухе, а после этого помещали над отверстием и почти со всех сторон окружали влажным песком в закрытом ящике.

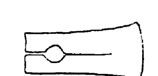


Рис. 55. Контур деревянного бруска (в половину натуральной величины) с отверстием, через которое рос корешок боба. Толщина бруска у узкого конца 0,08 дюйма, у широкого — 0,16, глубина отверстия 0,1 дюйма.

Более успешны были наши попытки определить давление, оказываемое этими корешками в поперечном направлении. Два из них были установлены так, что они должны были проникнуть в маленькие отверстия, сделанные в небольших брусках, один из которых был вырезан по форме, точно здесь воспроизведенной (рис. 55). Короткий конец бруска по одну сторону от отверстия был умышленно расколот. противоположный оставался целым. Так как дерево было весьма эластично, то сделанная в нем щель немедленно закрылась. Через шесть

дней брусок и боб были вырыты из влажного песка, причем оказалось, что выше и ниже отверстия корешок стал значительно толще. Щель, которая вначале была совершенно закрыта, теперь оказалась раскрытой и имела ширину 4 мм. Как только корешок был извлечен, она немедленно сузилась до ширины 2 мм. Затем брусок был подвешен в горизонтальном положении на тонкой проволоке, проходившей через отверстие, раньше заполненное корешком, а снизу была подвешена небольшая тарелочка для гирек. И потребовалось 8 фунтов и 8 унций для того, чтобы расширить щель до 4 мм, т. е. до ширины, которую она имела перед извлечением корня. Но, по всей вероятности, часть корешка (имевшая всего 0,1 дюйма в длину), которая была заключена в отверстии, производила даже большее поперечное давление, чем 8 ф. 8 унц., ибо она расколола целую часть деревянного бруска на длину, превышавшую четверть дюйма (точно 0,275 дюйма). Эта щель показана на рис. 55. Описанный опыт был повторен еще с одним бруском и дал почти точно такой же результат.

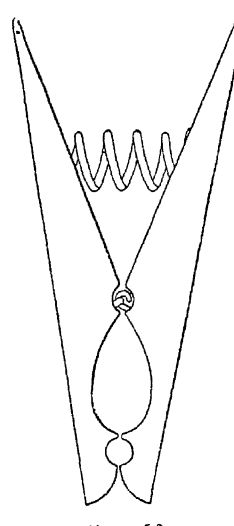


Рис. 56.
Деревянный пинцет, закрывающийся при помощи латунной спиральной пружины, с отверстием (0,14 дюйма в диаметре и 0,6 дюйма глубиною), пробуравленным в узкой закрытой части, через которое мог расти корешок боба. Температура 50—60°F [10—15° C].

Затем мы применили лучший способ. Возле узкого конца двух деревянных щипчиков, или пинцетов (рис. 56), которые закрывались при помощи латунных спиральных пружин, были пробуравлены отверстия. Два корешка были помещены во влажном песке так, чтобы они росли сквозь эти отверстия. С целью уменьшить трение о песок, пинцеты были положены на стеклянные пластинки. Отверстия были немного шире (а именно 0,14 дюйма) и значительно глубже (0,6 дюйма), чем в опытах с брусками, так что поперечное давление производилось бóльшим участком несколько более толстого корешка. Через 13 дней щипчики с корешками были вынуты. Было тщательно измерено расстояние между двумя точками (см. рисунок) на длинных концах пинцетов. Затем корешки были извлечены из отверстий, после чего пинцеты, конечно, закрылись. Наконец, они были подвешены в горизонтальном положении точно так же, как раньше брусочки, и оказалось, что для того, чтобы раскрыть один из пинцетов настолько, насколько он был раскрыт растущим в толщину корешком, понадобился груз в 1500 г (или 3 ф. 4 унц.). Как только этот корешок слегка раздвинул щипчики, он начал, разрастаясь дальше, приобретать сплюснутую форму и немного вышел за пределы отверстия. Его диаметр в одном направлении составлял 4,2 мм, а в другом, под прямым углом к первому, — 3,5 мм. Если бы можно было избежать этого выскальзывания из отверстия и сплющивания, то производимое корешком давление, вероятно, было бы больше, чем 3 ф. 4 унц. В другом пинцете корешок выступил из отверстия еще дальше, и давление, необходимое, чтобы раскрыть его настолько, насколько это было достигнуто корешком, равнялось всего только 600 г.

Принимая во внимание эти факты, кажется, нетрудно понять, как корешок проникает в почву. Кончик заострен и защищен корне-

вым чехликом. Концевая растущая часть мало поддается сгибанию и, если положиться на наши наблюдения, увеличиваясь в длину, развивает силу, равную давлению по меньшей мере четверти фунта, и, вероятно, много бо́льшую в тех случаях, когда окружающая земля не позволяет корню изгибаться в стороны. Увеличиваясь таким образом в длину, корень растет и в толщину, раздвигая во все стороны влажную землю с силой, которая в одном случае превышала 8 фунтов, а в другом равнялась 3 фунтам. Было невозможно решить, производит ли сам кончик, соответственно своему диаметру, то же поперечное давление, что и части, расположенные немного выше; но, повидимому, нет основания в этом сомневаться. Поэтому действие растущего органа можно сравнить не с гвоздем, забиваемым в доску, а скорее с деревянным клином, который медленно вгоняют в щель и который в то же время, поглощая воду, непрерывно увеличивается в объеме; в этих условиях клин может расколоть даже камень.

Способ, при помощи которого гипокотили, эпикотили и т. д. пробиваются через почву и выходят на поверхность. — После того, как корешок проник в землю и укрепил семя, гипокотили всех наблюдавшихся нами проростков двудольных, которые выносят свои семядоли на поверхность, пробиваются сквозь почву в форме дуги. Когда семядоли подземные, т. е. остаются погребенными в почве, гипокотиль не достигает полного развития, и из земли, точно так же дугой, поднимается эпикотиль, или перышко. Во всех, или по крайней мере в большинстве таких случаев, изогнутая книзу верхушка остается некоторое время заключенной внутри семенных покровов. У *Corylus avellana* семядоли подземные, и эпикотиль согнут дугою; но в одном случае, описанном в последней главе, его верхушка была повреждена, и он рос в почве в сторону, подобно корню; вследствие этого он выпустил два вторичных побега, которые точно так же пробивались через почву в согнутом состоянии.

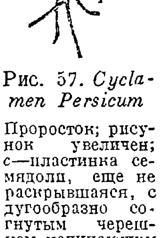


Рис. 57. *Cyclamen Persicum*

Проросток; рисунок увеличен; *c*—пластинка семядоли, еще не раскрывшаяся, с дугообразно согнутым черешком, начинающим выпрямляться; *h* — гипокотиль, превратившийся в клубень; *r* — вторичные корешки.

Цикламен не образует ясно развитого стебля, и сначала появляется только одна семядоля;* ее черешок пробивается сквозь почву дугой (рис. 57). Аброния также имеет только одну вполне развитую семядолю, но в этом случае показывается первым дугообразно согнутый гипокотиль. Однако *Abronia umbellata* представляет ту особенность, что верхушка свернутой пластинки одной развитой семядоли (с заключенным в ней эндоспермом), пока она находится еще под землей, повернута вверх и расположена параллельно нисходящему колену согнутого гипокотиля; но когда продолжающий расти гипокотиль выносит семядолю на поверхность, ее верхушка направлена уже вниз. У *Cycas pectinata* семядоли подземные, и первым выходит из почвы настоящий лист с дугообразно согнутым черешком.

У рода Acanthus семядоли также подземные. У *A. mollis* первым пробивается из почвы один лист с согнутым черешком; супротивный ему лист развит значительно слабее, короткий, прямой, желтоватого

* К такому заключению пришел д-р Г. Гресснер («Bot. Zeitung», 1874, S. 837); по его утверждению, то, что другими ботаниками рассматривалось, как первый настоящий лист, является в действительности второй семядолей, которая сильно отстала в своем развитии.

цвета, а черешок вначале более чем в два раза тоньше черешка первого листа. Недоразвитый лист защищен сверху своим дугообразно согнутым собратом; поучителен тот факт, что он остается прямым, так как ему нет надобности самому пробивать себе дорогу через почву. На прилагаемом рисунке (рис. 58) черешок первого листа уже частично выпрямился, и пластинка начинает развертываться. Маленький второй лист в конце концов вырастает до размеров первого листа, но у различных индивидуумов этот процесс происходит с неодинаковой скоростью; в одном случае второй лист полностью вышел на поверхность только через шесть недель после первого. Так как листья во всем семействе Acanthaceae расположены или супротивно, или мутовками и имеют одинаковую величину, то большая разница между первыми двумя листьями является замечательным фактом. Мы можем представить себе, каким образом могла постепенно возникнуть эта разница в развитии изогнутости черешка, если эти особенности были полезны для проростков, способствуя их выходу из земли, ибо у *A. candelabrum*, *spinosus* и *latifolius* в отношении разницы между двумя первыми листьями и изогнутости их черешков наблюдались большие различия. У одного проростка *A. candelabrum* первый лист был изогнут и в девять раз длиннее второго, представлявшего собою всего лишь маленький, желтовато-белый, прямой и покрытый волосками выступ. У других проростков разница в длине двух листьев выражалась такими цифрами: от 3 до 2 дюймов, или от 4 до 3 дюймов, или только от 0,76 до 0,62 дюйма. В этих случаях первый и бо́льший лист был изогнут незначительно. Наконец, еще у одного проростка между двумя первыми листьями не наблюдалось ни малейшей разницы в величине, и черешки обоих были прямые; их пластинки были свернуты и прижаты друг к другу, образуя копье или клин, при помощи которого они пробивались через почву. Следовательно, у различных индивидуумов одного и того же вида Acanthus первая пара листьев выходит на поверхность двумя весьма различными способами, и если какой-либо из них оказывается определенно выгодным или невыгодным, то один из двух, без сомнения, вскоре становится преобладающим.

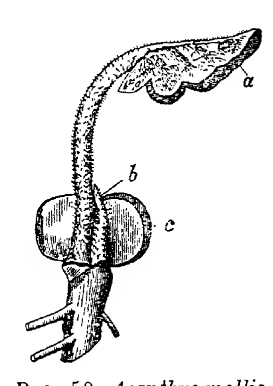


Рис. 58. *Acanthus mollis*

Проросток, у которого с передней стороны удалена подземная семядоля и отрезаны корешки: *a* — начинающая раскрываться пластинка первого листа с черешком, частично еще согнутым дугою; *b* — второй, противоположный лист, пока еще очень мало развитый; *c* — подземная семядоля на противоположной стороне.

Аза Грей описал * своеобразный способ прорастания у трех резко различающихся растений, у которых гипокотиль почти совсем не развивается. Поэтому, в связи с разбираемым нами вопросом, мы произвели наблюдения над ними.

Delphinium nudicaule. — Удлиненные черешки двух семядолей срастаются (как это бывает иногда и с пластинками у их основания) и, пробиваясь через почву в форме дуги, самым обманчивым образом напоминают собою гипокотиль. Сначала они бывают сплошными, но через некоторое время становятся трубчатыми. Находящаяся в земле базальная часть утолщена в полую камеру, внутри которой

* «Botanical Text-Book», 1879, p. 22.

развиваются молодые листья, не образуя сколько-нибудь выступающего перышка. Снаружи на сросшихся черешках, на одном уровне с перышком или немного выше его, образуются корневые волоски. Первый лист в очень раннем периоде своего роста, пока он находится еще внутри камеры, совершенно прям, но вскоре черешок его становится дугообразным; вследствие вытягивания этой части (и, вероятно, пластинки) одна из стенок камеры разрывается, и тогда лист выходит наружу. В одном случае трещина оказалась равной 3,2 мм в длину и находилась на линии сращения двух черешков. Когда лист выходит из камеры, он еще окружен почвой; в это время верхняя часть черешка вблизи пластинки изгибается обычным способом — дугою. Второй лист выходит из трещины или прямым, или несколько согнутым, но позже верхняя часть черешка — наверное в некоторых случаях, но, как нам кажется, и во всех вообще — изгибается, пролагая себе путь через почву.

Megarrhiza Californica. — Семядоли этой тыквы никогда не освобождаются из семенных покровов и являются подземными. Их черешки полностью срастаются, образуя трубку, которая внизу заканчивается небольшим сплошным острием, состоящим из крошечного корешка и гипокотиля с таким же крошечным перышком, заключенным внутри основания трубки. Эта структура была хорошо выражена у одного ненормального экземпляра, у которого одна из семядолей была лишена черешка, а другая имела черешок, состоявший из открытого полуцилиндра, который заканчивался острием, образованным только что описанными частями. Как только сросшиеся черешки выходят из семени, они, вследствие резко выраженного геотропизма, изгибаются вниз и проникают в почву. Само семя сохраняет свое первоначальное положение на поверхности почвы или на некоторой глубине, смотря по обстоятельствам. Если, однако, острый кончик сросшихся черешков встречает в почве какое-либо препятствие, что, повидимому, случилось с проростками, описанными и изображенными у Аза Грея,* то семядоли поднимаются над поверхностью почвы. Черешки покрыты корневыми волосками, подобными волоскам настоящего корня; они сходны с корешками также в том отношении, что после погружения в раствор марганцовокислого калия становятся коричневыми. Наши семена находились при высокой температуре, и в течение трех или четырех дней черешки проникли в отвесном направлении в почву на глубину от 2 до $2^1/_2$ дюймов, причем до этого момента настоящий корешок еще не начинал расти. У одного экземпляра, над которым были произведены тщательные наблюдения, черешки через 7 дней после выхода из семени достигли длины в $2^1/_2$ дюйма, и к этому времени хорошо развитым оказался также и корешок. Перышко, еще заключенное внутри трубки, имело теперь в длину 0,3 дюйма и было совершенно прямым; но, увеличившись в толщину, оно тотчас же начало разрывать с одной стороны нижнюю часть черешков вдоль линии их сращения. На следующее утро верхняя часть перышка изогнулась под прямым углом, и выпуклая сторона, или локоть, протиснулась через трещину наружу. Здесь, следовательно, изгибание перышка играет ту же роль, что и у черешков Delphinium. По мере роста перышка кончик его становился все более изогнутым, и в течение шести дней он вышел на поверхность, пробившись сквозь находившийся над

* «American Journal of Science», vol. XIV, 1887, p. 21.

ним слой земли толщиною в $2^1/_2$ дюйма, причем он все еще сохранял свою изогнутую форму. Достигнув поверхности, он обычным способом выпрямился. На прилагаемом рисунке (рис. 58, A) изображен проросток на этой более поздней стадии развития. Поверхность почвы отмечена линией *G*- - - - -*G*.

На родине этого растения, в Калифорнии, способ прорастания его семян значительно отличается от описанного, о чем мы заключаем из интересного письма м-ра Раттэна, присланного нам проф. Аза Греем. Черешки выступают из семян вскоре после осенних дождей и проникают в почву, обычно в вертикальном направлении, на глубину от 4 до 6 дюймов. В этом состоянии м-р Раттэн находил их во время рождественских каникул, причем перышки были еще заключены внутри трубок. Он указывает, что если бы перышки тотчас же развивались и достигали поверхности (что имело место у наших семян, находившихся под влиянием высокой температуры), то они наверное были бы убиты морозом. В действительности же они лежат в состоянии покоя на некоторой глубине в почве и таким образом защищены от холода. Корневые волоски на черешках, повидимому, снабжают их достаточным количеством влаги. В дальнейшем мы увидим, что многие проростки защищаются от мороза, но совершенно иным способом, а именно, зарываясь в землю вследствие сокращения своих корешков. Мы имеем, однако, основания полагать, что необычный способ прорастания у Megarrhiza представляет для растения также другую, второстепенную по значению, выгоду. Через несколько недель корешок начинает разрастаться в небольшой клубень, который содержит в изобилии крахмал и имеет только горьковатый вкус. Поэтому, если бы в молодом и нежном возрасте он не был защищен, находясь в почве на глубине нескольких дюймов ниже поверхности, то его очень легко могли бы поедать животные. В конце концов, он вырастает до огромной величины.

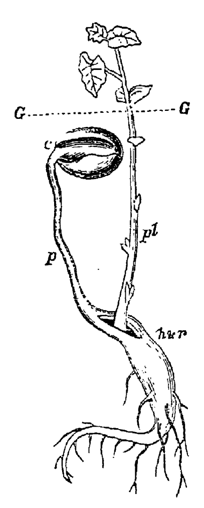


Рис. 58, A. *Megarrhiza Californica*

Рисунок проростка, заимствованный у Аза Грея; уменьшен наполовину; *c* — семядоли внутри семенных покровов; *p* — два слившиеся черешка; *h* и *r* — гипокотиль и корешок; *pl* — перышко; *G* - - - - - - - - - -*G* — поверхность почвы.

Ipomoea leptophylla. — У большинства видов этого рода гипокотиль хорошо развит и пробивается через почву в форме дуги. Но семена названного вида ведут себя при прорастании подобно семенам Megarrhiza, с той лишь разницей, что удлиненные черешки семядолей не срастаются. По выходе из семени они оказываются соединенными своими нижними концами с недоразвитыми гипокотилем и корешком, которые вместе образуют выступ всего около 0,1 дюйма длиною. Сначала черешки чрезвычайно геотропичны и проникают в почву на глубину несколько более полудюйма. Затем начинает расти корешок. В четырех случаях, после того как направленные вертикально вниз черешки дали небольшой прирост, они были помещены горизонтально во влажном воздухе в темноте и в течение 4 часов снова изогнулись вертикально вниз, изменив за это время свое направление на 90°. Но они обладают геотропической чувствительностью всего лишь 2 или 3 дня, причем чувствительна лишь конечная часть, имеющая в длину

от 0,2 до 0,4 дюйма. Хотя черешки наших экземпляров проникли в почву не более чем на глубину около $^1/_2$ дюйма, они продолжали еще некоторое время быстро расти и, в конце концов, достигли значительной длины, около 3 дюймов. Верхняя часть апогеотропична и поэтому растет вертикально вверх, за исключением короткого участка вблизи листовых пластинок, который в раннем периоде изгибается вниз, становится дугообразным и в таком состоянии пробивается через почву. Впоследствии этот участок выпрямляется, и тогда семядоли освобождаются из семенных покровов. Таким образом, мы имеем здесь в различных частях одного и того же органа весьма различные виды движения и чувствительности: базальная часть геотропична, верхняя апогеотропична, а участок вблизи листовых пластинок самопроизвольно образует временный изгиб. Перышко не развивается в течение некоторого короткого промежутка времени, а так как оно поднимается между основаниями параллельных и тесно сближенных семядольных черешков, которые, пробиваясь через почву, образуют почти открытый проход, то оно и не имеет надобности изгибаться и поэтому всегда бывает прямым. Остается ли перышко и на своей родине некоторое время в земле в состоянии покоя, защищаясь таким образом от зимнего холода, мы не знаем. Корешок, так же как у Megarrhiza, разрастается в клубень, который в конце концов достигает большой величины. То же наблюдается и у *Ipomoea pandurata*, прорастание которой, как нам сообщает Аза Грей, напоминает прорастание *I. leptophylla*.

Следующий случай представляет интерес в связи с корнеобразной природой черешков. Корешок одного проростка был срезан, так как он совершенно сгнил, а две отделенные друг от друга семядоли были посажены. Они выпустили из своих оснований корни и, продолжая зеленеть, оставались здоровыми в течение двух месяцев. Затем пластинки обеих завяли. После удаления земли оказалось, что основания черешков (вместо корешка) разрослись в небольшие клубни. Оказались ли бы эти последние способными образовать следующим летом два самостоятельные растения, мы не знаем.

У *Quercus virens*, по сообщению д-ра Энгельмана,* и семядоли, и их черешки срастаются. Последние вырастают в длину «до одного дюйма и даже более» и, если мы правильно понимаем, проникают в почву и, следовательно, должны быть геотропичны. Затем, находящиеся в семядолях питательные вещества быстро перемещаются в гипокотиль или в корешок, который, развиваясь, превращается в веретеновидный клубень. Факт образования клубней у трех вышеупомянутых резко отличных друг от друга растений заставляет нас полагать, что защита их от животных в раннем возрасте, когда они еще нежны, является, по крайней мере, одною из выгод, приобретенных в результате замечательного удлинения семядольных черешков, а также способности их, подобно корням, проникать в почву под влиянием геотропизма.

Здесь можно привести следующие случаи, относящиеся к интересующему нас предмету, хотя и не имеющие отношения к проросткам. Цветочный стебель паразитной *Lathraea squammaria*, лишенный настоящих листьев, пробивается через почву в форме дуги;** то же наблю-

* «Transact. St. Louis Acad. Science», vol. IV, p. 190.

** Прохождение цветочного стебля Lathraea через почву, несомненно, значительно облегчается огромным количеством воды, выделяемым в это время года

дается у цветочного стебля паразитной[55] и безлистной *Monotropa hypopitys*. У *Helleborus niger* цветочные стебли, появляющиеся независимо от листьев, точно так же пробиваются через почву в форме дуг. То же самое имеет место у сильно удлиненных цветочных стеблей, а также у черешков *Epimedium pinnatum*. Так обстоит дело и у черешков *Ranunculus ficaria*, когда им приходится пробиваться из земли, но если они развиваются из верхушки клубенька на поверхности почвы, то с самого начала бывают совершенно прямыми; это факт, заслуживающий внимания. Стержни папоротника-орляка (*Pteris aquilina*) и некоторых, вероятно, даже многих, других папоротников точно так же появляются над землею в форме дуги. Несомненно, при тщательных поисках, можно было бы найти еще и другие аналогичные примеры. Во всех обычных случаях луковиц, корневищ, корневых побегов и пр., которые находятся под землей, поверхность почвы пробивается конусом, состоящим из молодых, наложенных друг на друга листьев, объединенный рост которых сообщает им достаточную для этой цели силу.

Перышки прорастающих семян однодольных растений, которые, правда, нам пришлось наблюдать лишь в небольшом количестве, например у Asparagus и Canna, пробиваясь через почву, остаются прямыми. У Gramineae влагалищеобразные семядоли точно так же прямые, правда, они заканчиваются гребнеобразным острием, имеющим белую окраску и немного затвердевшим; это строение, очевидно, облегчает им выход из земли: первые настоящие листья выходят из влагалища через щель ниже долотообразной верхушки и под прямым углом к ней. У лука (*Allium cepa*) мы снова встречаемся с дугою, причем, когда круто изогнутая листовидная семядоля пробивается через почву, верхушка ее остается еще внутри семенных покровов. Вершина дуги, как уже было описано раньше, развивается в белое коническое возвышение, которое мы с уверенностью можем считать специальным приспособлением для этой цели.

Тот факт, что многие и столь разнообразные органы, — гипокотили и эпикотили, черешки некоторых семядолей и первых настоящих

подземными чешуеобразными листьями; нет, правда, оснований полагать, что выделение воды представляет собою специальное приспособление для этой цели: вероятно, оно является следствием того, что корни паразита ранней весной поглотили большое количество сока. После длительного бездождного периода, когда земля приобрела светлую окраску и была весьма суха, на расстоянии, по крайней мере, шести дюймов вокруг каждого цветочного стебля она была темноокрашенной и влажной, а местами даже совсем мокрой. Вода выделяется железками (описанными Коном в «Berichte Bot. Sect. der Schlesischen Gesell.», 1876, S. 113), которые расположены вдоль каналов, проходящих внутри каждого чешуеобразного листа по его длине. Большое растение было выкопано, отмыто от земли, оставлено на некоторое время, чтобы дать ему просохнуть, а затем вечером помещено на сухую стеклянную пластинку, покрытую стеклянным колпаком, и к следующему утру оно выделило порядочную лужицу воды. Пластинка была вытерта досуха, и в течение следующих 7 или 8 часов снова была выделена небольшая лужица, а еще через 16 часов — несколько больших капель. Растение меньших размеров было отмыто и помещено в высокий стакан, оставленный в наклонном положении в течение часа, пока в него не стекла вся вода. Затем стакан был поставлен вертикально и закрыт: через 23 часа с его дна было собрано две драхмы воды, а еще через 25 часов — даже несколько большее количество. Теперь цветочные стебли, уже не выделявшие более воды, были срезаны, и оказалось, что подземная часть растения весила 106,8 г (1611 гранов), вода же, выделенная за 48 часов, — 11,9 г (183 грана), т. е., если не считать цветочных стеблей, одну девятую всего веса растения. Следует помнить, что в естественном состоянии растения, вероятно, выделили бы много больше воды, чем указанное выше значительное количество, так как их корни все время продолжали бы всасывать сок из растения, на котором они паразитировали.

листьев, семядоли лука, черешки некоторых папоротников и некоторые цветочные стебли, — пробиваясь через почву, все бывают изогнуты дугою, показывает, насколько справедливы замечания д-ра Габерландта* о значении дугообразных изгибов для проростков. Он приписывает главное значение тому обстоятельству, что верхние молодые и более нежные части гипокотиля или эпикотиля, пробиваясь через почву, предохраняются таким образом от трения и давления. Но, по нашему мнению, некоторое значение должно быть приписано также тому обстоятельству, что гипокотиль, эпикотиль и другие органы, будучи на первых порах изогнутыми, приобретают бо́льшую силу; ибо оба колена дуги увеличиваются в длину, а так как верхушка остается заключенной внутри семенных покровов, то оба они имеют точки опоры. Таким образом, верхняя часть дуги проталкивается через почву с силою, в два раза большею, чем та, которую могли бы развить гипокотиль и другие органы, оставаясь прямыми. Как только, однако, верхний конец освободится, всю работу должно производить базальное колено. У одного экземпляра обыкновенного боба базальное колено эпикотиля (верхушка перед тем освободилась от семенных покровов) росло вверх с силою, способною поднять тонкую цинковую пластинку, нагруженную 12-ю унциями. Когда были прибавлены еще две унции, то все 14 унций были подняты на очень небольшую высоту, после чего эпикотиль, не выдержав тяжести, изогнулся в одну сторону.

Что касается первичной причины процесса изгибания, то мы долго думали, что у многих проростков это явление следует поставить в связь с тем, как гипокотиль или эпикотиль расположены и изогнуты внутри семенных покровов, и что приобретенная таким образом изогнутая форма только сохраняется, пока соответствующие органы не достигнут поверхности почвы. Однако сомнительно, чтобы это вполне соответствовало истине во всех случаях. Например, как показано на рис. 59 (стр. 217), у обыкновенного боба эпикотиль, или перышко, при выхождении из семенных покровов изогнут дугою. Сначала перышко выступает в форме плотного бугорка (*e* в A), который после двадцатичетырехчасового роста оказывается (*e* в B) вершиною дуги. Тем не менее, у нескольких бобов, которые прорастали во влажном воздухе и находились под влиянием других ненормальных условий, небольшие перышки (боковые побеги) развились в пазухах черешков обеих семядолей и были так же сильно изогнуты, как и нормальное перышко; и, однако, они не подвергались никакому стеснению или давлению, так как семенные покровы были уже совершенно разорваны, и эти побеги росли на открытом воздухе. Это доказывает, что перышку свойственна врожденная, или самопроизвольная, тенденция изгибаться.

В некоторых других случаях гипокотиль или эпикотиль выходят из семени, сначала лишь слегка изогнувшись. Но впоследствии изгиб усиливается независимо от какого бы то ни было давления извне. В результате, дуга делается узкой, оба колена ее, иногда значительно удлиненные, располагаются параллельно и сближаются друг с другом, и таким образом дуга становится хорошим приспособлением к пробиванию почвы.

* «Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze», 1877. Мы много почерпнули из этой интересной статьи, хотя наши наблюдения приводят нас к выводам, несколько отличающимся от выводов автора.

У многих видов растений корешок, находясь еще внутри семени, а также первое время после своего выхода из последнего, составляет с будущим гипокотилем, а также с продольною осью семядолей прямую линию. Это наблюдается у *Cucurbita ovifera*. Тем не менее, в каком бы положении семена ни находились в земле, гипокотиль всегда выходит на поверхность изогнутым в одном определенном направлении. Семена этого растения были посажены в рыхлый торф в вертикальном положении на глубину приблизительно одного дюйма, причем конец, откуда выходит корешок, был обращен вниз. Таким образом, все части занимали те же относительные положения, в которых они находились бы после появления проростков на поверхности. Несмотря на это, гипокотиль изгибался, и так как дуга росла вверх через слой торфа, то закрытые в последнем семена либо поворачивались верхней стороной вниз, либо приходили в горизонтальное положение, а затем выносились на поверхность почвы. В конце концов, гипокотиль обычным образом выпрямлялся, и после всех этих движений различные части занимали относительно друг друга и центра земли то же положение, которое они имели сначала, при посадке семян. Но в этом и в других подобных случаях можно предположить, что благодаря росту гипокотиля из почвы вверх, семя почти наверное будет наклонено в одну сторону, а затем, вследствие сопротивления, которое оно должно оказывать при своем дальнейшем подъеме, верхняя часть гипокотиля будет изогнута вниз и таким образом примет форму дуги. Эта мысль кажется тем более вероятной, что у *Ranunculus ficaria* изогнуты черешки только тех листьев, которые сами пробивают себе путь через почву, между тем как черешки листьев, развивающихся из верхушек клубеньков, выступающих над поверхностью почвы, не изгибаются. Однако такое объяснение не применимо к Cucurbita; в этом убеждают опыты с прорастающими семенами, подвешенными во влажном воздухе в различных положениях при помощи проходящих через семядоли булавок, которые были воткнуты изнутри в крышки стаканов; в этом случае гипокотили не подвергались ни трению, ни сжатию, и тем не менее верхняя часть их самопроизвольно изогнулась. Кроме того, этот факт доказывает, что причиною изгиба не является вес семядолей. Семена *Helianthus annuus* и двух видов Ipomoea (причем семена *I. bona nox* для представителя этого рода являются большими и тяжелыми) были прикреплены булавками таким же образом, и гипокотили их самопроизвольно изогнулись; корешки же, которые свисали вертикально, приняли вследствие этого горизонтальное положение. У *Ipomoea leptophylla* черешки семядолей, пробиваясь сквозь почву вверх, дугообразно изгибаются. То же самое происходило самопроизвольно, когда семена были прикреплены к крышкам стаканов.

Можно, однако, с некоторой долей вероятности предположить, что первоначально изгиб обусловливался механическим воздействием вследствие сжатия соответствующих органов внутри семенных покровов или же трения при их продвижении вверх. Но если это и так, то на основании только что приведенных случаев мы должны допустить, что наблюдающаяся в верхней части различных специализированных органов тенденция изгибаться вниз и принимать таким образом форму дуги сделалась у многих растений стойко наследственной. Изгиб, какова бы ни была его причина, является результатом видоизмененной круговой нутации вследствие усиленного роста выпуклой стороны органа. Подобный рост представляет собою временное явление, ибо, как

будет описано позже, с течением времени орган всегда выпрямляется вследствие усиленного роста вогнутой стороны.

Любопытен факт, что гипокотили некоторых растений, развивающиеся весьма незначительно и никогда не выносящие своих семядолей на поверхность, наследуют тем не менее слабую склонность к изгибам, хотя это движение является для них совершенно бесполезным. Мы имеем в виду движение, которое Сакс наблюдал у гипокотилей боба и некоторых других Leguminosae, и которое показано на прилагаемом рисунке (рис. 59), заимствованном из его статьи.* Гипокотиль и корень сначала растут вертикально вниз, как в A, но затем изгибаются, часто в течение 24 часов, и принимают положение, показанное

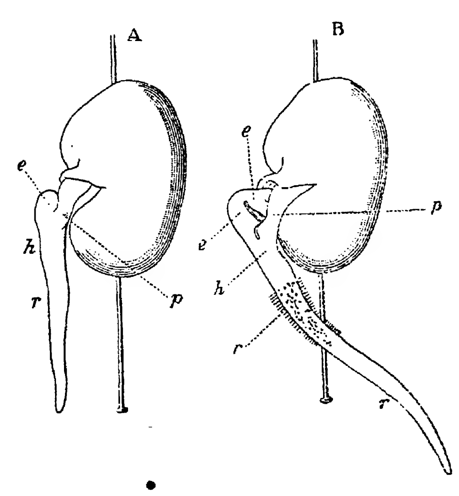


Рис. 59. *Vicia faba*

Прорастающие семена, подвешенные во влажном воздухе: A — с корешком, растущим отвесно вниз; B — то же семя через 24 часа и после того, как корешок изогнулся; *r* — корешок; *h* — короткий гипокотиль; *e* — эпикотиль, имеющий в A вид бугорка и в B — дуги; *p* — черешок семядоли, заключенной внутри семенных покровов.

в B. Так как в дальнейшем нам часто придется возвращаться к этому движению, то для краткости мы назовем его «изгибом Сакса». На первый взгляд можно было бы подумать, что измененное положение корешка в B всецело обусловлено сильным ростом эпикотиля (*e*), причем черешок (*p*) служит шарниром; возможно, что частично причина и заключается в этом; однако гипокотиль и верхняя часть корешка и сами становятся слегка изогнутыми.

Мы неоднократно наблюдали у боба упомянутое выше движение, но наши наблюдения были сделаны главным образом над *Phaseolus multiflorus*, которая также имеет подземные семядоли. Некоторые проростки с хорошо развитыми корешками сначала были погружены в раствор марганцовокислого калия. Судя по изменениям окраски (хотя они были выражены не очень ясно), гипокотиль имел в длину около 0,3 дюйма. Затем, вдоль гипокотилей 23 прорастающих семян, начиная от оснований коротких черешков, были проведены прямые тонкие черные линии указанной длины (0,3 д.). Проростки были приколоты

* «Arbeiten des bot. Instit. Würzburg», B. I, 1873, S. 403.

булавками к крышкам стаканов, с обращенными вниз рубчиками и с направленными к центру земли корешками. Через промежутки времени от 24 до 48 часов черные линии на гипокотилях 16-ти из 23 проростков явственно изогнулись, но в весьма различной степени (по циклометру Сакса изгибы имели радиусы от 20 до 80 мм), в том же относительном направлении, которое показано в B на рис. 59. Так как геотропизм очевидно должен был противодействовать этому изгибу, то семь семян были помещены для прорастания, с соблюдением надлежащих предосторожностей, обеспечивающих их рост, на клиностат, * при помощи которого устранялось влияние геотропизма. Положение гипокотилей наблюдалось в течение четырех следующих дней, и оказалось, что они продолжали изгибаться в направлении к рубчику и нижней поверхности семени. На четвертый день они отклонились от линии, перпендикулярной к нижней поверхности, в среднем под углом в 63° и, следовательно, изогнулись значительно больше, чем гипокотиль и корешок боба в B (рис. 59), хотя и в том же самом относительном направлении.

Необходимо, как мы полагаем, допустить, что все бобовые растения с подземными семядолями происходят от форм, которые раньше обычным образом выносили свои семядоли на поверхность, и при этом их гипокотили, несомненно, должны были образовывать такие же резкие изгибы, как и у всех прочих двудольных растений. Это особенно ясно у Phaseolus, ибо из пяти видов, проростки которых мы наблюдали, а именно *P. multiflorus*, *caracalla*, *vulgaris*, *Hernandesii* и *Roxburghii* (обитатели Старого и Нового Света), три последние вида имеют хорошо развитые гипокотили, которые пробиваются через почву в форме дуг. Если мы теперь представим себе, что проросток обыкновенного боба или *P. multiflorus* будет расти так, как когда-то росли его предки, то гипокотиль (*h*, рис. 59), в каком бы положении ни находилось семя в земле, изогнется так сильно, что его верхняя часть будет направлена вниз параллельно нижней. А как раз такого именно характера изгиб и наблюдается в действительности у этих двух растений, хотя и в значительно более слабой степени. Следовательно, едва ли можно сомневаться, что их короткие гипокотили сохранили по наследству наклонность изгибаться точно так, как они изгибались в предшествовавший период, когда это движение было чрезвычайно важно для них, ибо оно помогало им пробиваться через почву, хотя впоследствии оно стало бесполезным благодаря тому, что семядоли превратились в подземные органы. Рудиментарные образования в большинстве случаев чрезвычайно изменчивы, и следует ожидать, что то же самое должно иметь место и в отношении рудиментарных или выходящих из употребления функций; изгиб Сакса действительно чрезвычайно варьирует по интенсивности и иногда совершенно отсутствует. Это единственный известный нам случай наследования, правда, слабо выраженного, движений, сделавшихся излишними вследствие изменений, которые претерпел вид.[56]

Рудиментарные семядоли. — Мы сделаем здесь несколько замечаний об этом предмете. Хорошо известно, что некоторые двудольные растения образуют только одну семядолю, например определенные

* Изобретенный Саксом прибор, состоящий в основном из медленно вращающейся горизонтальной оси, к которой прикреплено растение, являющееся объектом наблюдения; см. «Würzburg. Arbeiten», 1879, стр. 209.

виды Ranunculus, Corydalis, Chaerophyllum, и мы попытаемся здесь показать, что потеря одной или обеих семядолей, повидимому, обусловлена тем, что запас пищи откладывается в какой-либо другой части, например в гипокотиле, или в одной из двух семядолей, или в одном из вторичных корешков. У апельсина (*Citrus aurantium*) семядоли подземные и, как можно видеть в А (рис. 60), одна из них больше, чем другая. Разница в величине семядолей в В значительно больше, и так как стебель между точками прикрепления двух черешков вырос в длину, то они не стоят друг против друга; в другом случае это расхождение достигало одной пятой дюйма. Меньшая семядоля одного проростка была чрезвычайно тонкой, а в длину не достигала и половины большей семядоли, так что она ясно становилась рудиментарной. * У всех этих проростков гипокотиль был утолщенный.

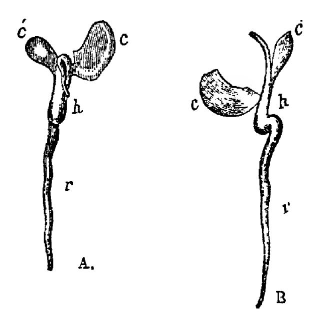


Рис. 60. *Citrus aurantium*

Два молодых проростка: *c* — бо́льшая семядоля; *c'* — меньшая семядоля; *h* — утолщенный гипокотиль; *r* — корешок. В А эпикотиль еще дугообразно согнут, в В он выпрямлен.

У *Abronia umbellata* одна из семядолей, как можно видеть (*c'*) на рис. 61, совершенно рудиментарна. У этого экземпляра она состояла из маленького зеленого отростка, имевшего $^1/_{84}$ дюйма в длину, лишенного черешка и покрытого железками, похожими на железки другой, вполне развитой семядоли (*c*). Вначале она находилась как раз против большей семядоли. Но так как черешок последней увеличивался в длину и рос в том же направлении, что и гипокотиль (*h*), то у более старых проростков рудимент казался сидящим несколько ниже на гипокотиле. У *Abronia arenaria* имеется такой же рудимент; у одного экземпляра он достигал в длину только $^1/_{100}$, у другого $^1/_{60}$ дюйма; в конце концов, казалось, будто он сидит на гипокотиле, в средней его части. У обоих этих видов гипокотиль так сильно утолщен, особенно в очень раннем возрасте, что его почти можно назвать клубнем. Нижний конец образует пяту, или выступ, значение которого будет выяснено позже.

У *Cyclamen persicum* гипокотиль, даже находясь еще в семени, утолщен в настоящий клубень,** причем сначала развивается единственная семядоля (см. выше рис. 57). *Ranunculus ficaria* никогда не образует двух семядолей, а один из его вторичных корешков в раннем возрасте развивается в так называемый клубень. *** Далее, некоторые виды Chaerophyllum и Corydalis образуют только одну семядолю;****

* У *Pachira aquatica*, согласно описанию м-ра Р. И. Линча («Journal Linn. Soc. Bot.», vol. XVII, 1878, p. 147), одна из подземных семядолей имеет огромную величину, другая мала и скоро опадает; они не всегда расположены друг против друга. У другого, очень отличающегося водного растения *Trapa natans*, как указывает А. де Кандоль, «Physiologie Vég.», tome II, p. 834, 1832, одна семядоля, наполненная мучнистым веществом, значительно больше другой, которая едва заметна.

** Д-р Г. Гресснер, «Bot. Zeitung», 1874, S. 824.

*** Irmisch, «Beiträge zur Morphologie der Pflanzen», 1854, S. 11, 12; «Bot. Zeitung», 1874, S. 805.

**** Delpino, «Rivista Botanica», 1877, p. 21. Из работы Вошэ («Hist. Phys. des Plantes d'Europe», tome I, 1841, p. 149) о прорастании семян различных видов Corydalis следует, что луковица, или клубенек, начинает формироваться в чрезвычайно раннем возрасте.

у первого гипокотиль и у второго корешок, согласно указаниям Ирмиша, утолщается в клубень.

В нескольких вышеупомянутых случаях одна из семядолей или оказалась задержанной в своем развитии, или уменьшилась в величине, или сделалась рудиментарной, или, наконец, совершенно исчезла; однако в других случаях обе семядоли представлены только рудиментарными зачатками. Этого не наблюдается у *Opuntia basilaris*, у которой обе семядоли имеют значительную толщину и величину, гипокотиль же не обнаруживает сначала никаких признаков утолщения. Но впоследствии, когда семядоли завянут и опадут, гипокотиль делается толще, и тогда он своей конусообразной формой, а также гладкой, жесткой коричневой кожицей напоминает корень, тем более, что в конце концов он погружается на некоторую глубину в почву. С другой стороны, у некоторых других Cacteae гипокотиль с самого начала сильно утолщен, а обе семядоли имеют почти или вполне рудиментарный характер. Так, у *Cereus Landbeckii* два маленькие треугольные выступа, представляющие собою семядоли, более узки, чем гипокотиль, имеющий грушеобразную форму с узким концом, направленным вниз. У *Rhipsalis cassytha* семядоли представлены одними колючками на утолщенном гипокотиле. У *Echinocactus viridescens* гипокотиль шарообразный с двумя небольшими выростами на верхушке. У *Pilocereus Houlettii* гипокотиль, сильно утолщенный в верхней части, имеет только бороздку на вершине, причем каждая сторона этой бороздки представляет собою, очевидно, семядолю. *Stapelia sarpedon*, принадлежащая к хорошо обособленному семейству Asclepiadeae, мясиста подобно кактусу; у нее опять-таки верхняя часть сплюснутого гипокотиля значительно утолщена и несет две крошечные семядоли, которые при измерении с внутренней стороны имели в длину только 0,15 дюйма, а в ширину не достигали и одной четверти диаметра гипокотиля по его короткой оси; эти крошечные семядоли все же не совсем бесполезны, ибо, когда гипокотиль пробивается через почву в форме дуги, они сомкнуты или прижаты друг к другу и таким образом защищают верхушечную почечку. Позже они раскрываются.

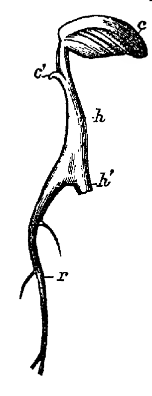


Рис. 61. *Abronia umbellata*

Проросток, увеличенный против естественной величины вдвое: c — семядоля; c' — рудиментарная семядоля; h — утолщенный гипокотиль с пяткою, или выступом (h'), на нижнем конце; r — корешок.

Из нескольких приведенных здесь примеров, относящихся к весьма отличным друг от друга растениям, мы можем заключить, что существует некоторая тесная связь между уменьшением величины одной или обеих семядолей и образованием так называемого клубня путем утолщения гипокотиля или корешка. Но может возникнуть вопрос, что проявляется раньше: тенденция семядолей к исчезновению или начало образования клубня? Так как все двудольные естественно образуют две хорошо развитые семядоли, толщина же гипокотиля и корешка у различных растений сильно варьирует, то представляется вероятным, что сначала эти последние органы по какой-то причине становились утолщенными — в некоторых случаях, повидимому, в связи с мясистым характером зрелого растения — в такой степени, что могли вместить в себе достаточный для проростка запас питательных веществ, и что тогда одна или обе семядоли, становясь излишними, уменьшались в величине.

Нет ничего удивительного в том, что иногда такой участи подвергается только одна семядоля, ибо у некоторых растений, например у капусты, семядоли с самого начала имеют неодинаковую величину, повидимому, вследствие их расположения внутри семени. Из указанной выше связи не следует, однако, что всякий раз, когда в раннем возрасте образуется клубень, одна или обе семядоли с необходимостью становятся излишними и, следовательно, более или менее рудиментарными. Наконец, эти примеры представляют хорошую иллюстрацию принципа компенсации, или уравновешивания, роста,[57] который выражен в изречении Гёте: «Для того, чтобы тратить в одном месте, Природа вынуждена экономить в другом».

Круговая нутация и другие движения гипокотилей и эпикотилей в период, когда они, будучи согнуты дугою, находятся еще под землей и пробиваются на поверхность. — Соответственно положению, в котором семя может находиться в земле, изогнутый гипокотиль или эпикотиль начинает прорастать в горизонтальной, более или менее наклонной или же в вертикальной плоскости. Оба колена дуги с самого раннего возраста, за исключением периода, когда они направлены уже вертикально вверх, подвергаются действию апогеотропизма. Вследствие этого оба они изгибаются вверх, пока дуга не станет вертикальной. В течение всего этого процесса, даже раньше, чем дуга выйдет из почвы, она непрерывно стремится в слабой степени нутировать по кругу, что она и делает, если ей сразу посчастливится принять вертикальное положение, — все эти случаи были исследованы и более или менее полно описаны в предыдущей главе. После того, как дуга несколько подрастет, базальная часть ее перестает нутировать по кругу, между тем как верхняя часть продолжает нутировать.

То обстоятельство, что изогнутые гипокотиль или эпикотиль, у которых оба колена закреплены в почве, способны нутировать по кругу, казалось нам необъяснимым, пока мы не познакомились с наблюдениями проф. Визнера. Он показал* на примере некоторых проростков, верхушки которых изогнуты вниз (или которые нутируют), что в то время как у верхней, или свисающей, части быстрее всего растет задняя сторона, у базальной части того же самого междоузлия наиболее быстрый рост наблюдается на противоположной, передней стороне, причем обе эти части разделяет индифферентная зона, в которой рост со всех сторон происходит с одинаковой скоростью. В одном и том же междоузлии может даже быть более одной индифферентной зоны; выше и ниже каждой такой зоны расположены участки, у которых наиболее быстро растут противоположные стороны. Этот своеобразный способ роста Визнер назвал «ундулирующей нутацией». Круговая нутация зависит от того, что одна сторона органа растет быстрее других (чему, вероятно, предшествует увеличение тургора), а затем наиболее быстро растет другая сторона, обыкновенно почти противоположная первой. Если мы теперь посмотрим на дугу, подобную этой ∩, и предположим, что вся поверхность одной стороны — например, выпуклой стороны обоих колен — увеличивается в длину, то это не вызовет изгиба дуги в какую-либо сторону. Однако, если бы дала прирост внешняя сторона или поверхность левого колена, то дуга сдвинулась бы вправо, и этому могло бы способствовать возрастание длины внутренней стороны пра-

* «Die undulierende Nutation der Internodien», Akad. der Wissensch. (Wien), Jan. 17, 1878. Издано также отдельным оттиском, см. стр. 32.

вого колена. Если бы после этого процесс принял обратное направление, то дуга наклонилась бы в противоположную, или левую, сторону, и так далее, попеременно, т. е. она нутировала бы по кругу. Так как дугообразно изогнутый гипокотиль, оба колена которого закреплены в почве, несомненно нутирует по кругу, и так как он состоит из одного только междоузлия, то мы можем заключить, что он растет по способу, описанному Визнером. Можно еще прибавить, что вершина дуги не растет или растет весьма медленно, ибо она мало увеличивается в ширину, между тем как высота дуги значительно возрастает.

Нутационные круговые движения изогнутых гипокотилей и эпикотилей, по всей вероятности, помогают им пробиваться через почву, если последняя влажна и рыхла, хотя, несомненно, их выход на поверхность зависит главным образом от силы, развиваемой ими при росте в длину. Хотя дуга нутирует по кругу лишь в слабой степени и, повидимому, с незначительной силой, она все же способна сдвигать почву вблизи ее поверхности, хотя уже на умеренной глубине это, вероятно, становится невозможным. Горшок с семенами *Solanum palinacanthum*, высокие изогнутые гипокотили которых пробились на поверхность и довольно медленно росли, был покрыт мелким глинистым увлажненным песком; вначале этот последний тесно прилегал к основаниям дуг, но вскоре вокруг каждой из них образовалась узкая открытая трещина, появление которой можно было объяснить только тем, что гипокотили раздвигали песок во все стороны, потому что ничего похожего на эти трещины не наблюдалось вокруг небольших палочек и булавок, которые были воткнуты в песок. Уже было отмечено, что семядоли Phalaris и Avena, перышки Asparagus и гипокотили Brassica точно так же были способны сдвигать песок того же сорта, либо просто нутируя по кругу, либо же изгибаясь в сторону бокового освещения.

Пока изогнутый гипокотиль или эпикотиль остается в земле, оба его колена могут раздвигаться только в слабой степени, обусловленной податливостью почвы; но как только дуга выйдет на поверхность, или даже в более раннем периоде, если искусственно устранить давление окружающей земли, дуга немедленно начинает выпрямляться. Это, без сомнения, обусловлено ростом вдоль *всей* внутренней поверхности обоих колен дуги, причем этот рост замедляется или совсем отсутствует до тех пор, пока оба колена дуги крепко прижаты друг к другу. Если удалить землю вокруг дуги и связать оба колена возле их оснований, то рост на нижней стороне верхушки служит причиною того, что через некоторое время она становится значительно более плоской и широкой, чем это бывает в естественных условиях. Процесс выпрямления состоит из видоизмененной формы круговой нутации, ибо линии, которые описывались в течение этого процесса (как у гипокотилей Brassica, так и у эпикотилей Vicia и Corylus), часто бывали ясно зигзагообразными и иногда образовывали петли. Вскоре после выхода из почвы гипокотили или эпикотили становятся совершенно прямыми. Не остается никакого следа их прежнего крутого изгиба, за исключением *Allium cepa*, у которого семядоля редко становится совершенно прямою вследствие образования бугорка на вершине дуги.

Усиленный рост внутренней поверхности дуги, который заставляет ее выпрямляться, повидимому, начинается с базального колена, соединенного с корешком, ибо это колено, как мы часто наблюдали, первым отклоняется от другого. Это движение облегчает извлечение верхушки эпикотиля или семядолей, смотря по объекту, из семенных покровов

и из почвы. Однако семядоли часто выходят из почвы еще тесно заключенными внутри семенных оболочек, которые, повидимому, служат их защитой. Впоследствии семенные оболочки разрываются и сбрасываются вследствие набухания тесно сомкнутых семядолей, а не вследствие какого-либо движения или отхода их друг от друга.

Тем не менее, в некоторых случаях, особенно у Cucurbitaceae, семенные покровы разрываются при помощи любопытного механического приспособления, описанного г. Флао.* С одной стороны верхней части корешка или основания гипокотиля развивается отросток в виде шпоры, или крючка, который удерживает на месте нижнюю половину семенных покровов (причем корешок закреплен в почве); в то же время непрерывный рост изогнутого гипокотиля отгибает вверх верхнюю половину семенных покровов и разрывает их с одного конца, после чего семядоли легко извлекаются наружу. Прилагаемый рисунок (рис. 62) сделает это описание более понятным. Сорок одно семя *Cucurbita ovifera* были помещены на рыхлый торф и покрыты слоем такого же торфа около дюйма толщиною, причем этот последний был только слегка придавлен сверху, так что семядоли при выходе их на поверхность испытывали очень небольшое трение; и тем не менее сорок из них вышли наверх голыми, оставив семенные покровы в торфе. Это следует, конечно, приписать действию упомянутого отростка, ибо когда его действию было поставлено препятствие, семядоли, как мы сейчас увидим, выносились наверх еще заключенными в свои семенные покровы. Однако в течение двух или трех дней они сбрасывались вследствие набухания семядолей. До этого момента семядоли лишены света и не могут разлагать углекислоту. Впрочем, никто, вероятно, не подумает, что преимущество, достигаемое таким немного более ранним сбрасыванием семенных покровов, достаточно для объяснения, почему развивается отросток. Все же, по Флао, проростки, которым помешали сбросить семенные покровы, когда они находились в почве, отстают от тех, семядоли которых вышли на поверхность голыми и готовыми к действию.

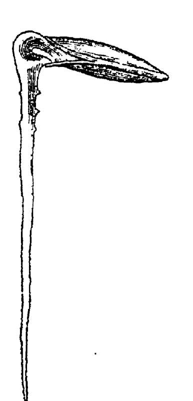


Рис. 62. *Cucurbita ovifera*

Прорастающее семя с пяткою, или шпорой, выступающей с одной стороны в верхней части корешка и прижимающей вниз нижний кончик семенных покровов, частично уже раскрытых благодаря росту дугообразно согнутого гипокотиля.

Шпора развивается с чрезвычайной быстротой; у двух проростков с корешками, достигавшими в длину 0,35 дюйма, шпору едва можно было различить, но уже через 24 часа она была хорошо развита у обоих растений. По Флао, этот орган образуется путем утолщения слоев коровой паренхимы при основании гипокотиля. Если, однако, судить по действию раствора марганцовокислого калия, то он развивается как раз на линии соединения гипокотиля и корня; ибо плоская нижняя поверхность, равно как и края, окрашивались, подобно корешку, в бурый цвет. Между тем, верхняя, слегка наклонная поверхность, подобно гипокотилю, оставалась неокрашенной, за исключением одного из 33 погруженных [в $KMnO_4$] проростков, у которого бóльшая

* «Bull. Soc. Bot. de France», tome XXIV, 1877, p. 201.

часть верхней поверхности была окрашена в бурый цвет. Иногда от нижней поверхности отростка отходят вторичные корешки, так что он оказывается, таким образом, во всех отношениях сходным по своим свойствам с корнем. Отросток всегда развивается на той стороне, которая при изгибании гипокотиля становится вогнутой; он был бы совершенно бесполезен, если бы развивался на какой-либо другой стороне. Его плоская нижняя поверхность, составляющая, как только что было отмечено, часть корня, всегда расположена под прямым углом к последнему и в горизонтальной плоскости. Этот факт ясно обнаружился, когда несколько тонких плоских семян были зарыты в торф в таком же положении, как на рис. 62, но с той разницей, что они были обращены вниз не плоскими широкими сторонами, а одним из краев. Таким способом было посажено девять семян и у всех отросток развился в том самом положении относительно корня, как на рисунке; в соответствии с этим он не покоился на плоском тонком кончике нижней половины семенных покровов, а вклинивался между двумя кончиками. Так как изогнутый гипокотиль рос вверх, то он стремился вытащить обе семядоли, отросток же по необходимости терся об оба кончика, но ни одного из них не прижимал вниз. В результате, семядоли пяти из девяти расположенных таким образом семян вышли на поверхность еще заключенными в семенные покровы. Остальные четыре семени были зарыты, когда из их кончика уже выступал корешок, направленный вертикально вниз; а так как отросток всегда развивался в одном и том же положении, то только его верхушка приходила в соприкосновение с кончиком семенных покровов и терлась об него с одной стороны; вследствие этого семядоли всех четырех проростков вышли из почвы еще заключенными внутри своих семенных покровов. Эти примеры показывают нам, как действие отростка координируется с положением, которое почти всегда могут занять плоские тонкие широкие семена при естественном посеве. Когда кончик нижней половины семенных покровов был отрезан, Флао нашел (и мы это подтвердили), что отросток не мог действовать, так как ему не на что было нажимать, и семядоли вышли на поверхность, не сбросив своих семенных покровов. Наконец, сама природа указывает нам на значение отростка, ибо у единственного известного нам рода Cucurbitaceae, который имеет подземные семядоли и не сбрасывает своих семенных покровов, а именно, у Megarrhiza, нет и следа отростка. По данным Флао, это образование имеется у большинства других родов этого семейства. Оказалось, что оно хорошо развито и действует должным образом и у *Trichosanthes angina*, у которого мы не надеялись его найти, так как семядоли этого растения несколько утолщены и мясисты. Не много можно привести примеров структуры, лучше приспособленной для какой-либо специальной цели, чем описанный здесь отросток Cucurbitaceae.

У *Mimosa pudica* корешок выступает из небольшого отверстия в остром крае семени; на верхней части корешка, которой он соединен с гипокотилем, в раннем возрасте развивается поперечный выступ, который явно содействует расщеплению плотных семенных покровов; однако он не помогает их сбрасывать, так как это осуществляется позже, путем увеличения объема семядолей после их выхода на поверхность. Таким образом, действие этого выступа довольно значительно отличается от действия отростка у Cucurbita. Его нижняя поверхность и края окрашивались марганцовокислым калием в бурый цвет, но верхняя не окрашивалась. Замечательно, что после выполнения своей функ-

ции и выхода из семенных покровов, описанный выступ развивается в оборочку, окружающую основную часть корешка.*

При основании увеличенного гипокотиля *Abronia umbellata*, в месте соединения его с корнем, находится выступ, форма которого варьирует; на нашем предыдущем рисунке (рис. 61) контур его изображен слишком угловатым. Корешок первым выходит из небольшого отверстия на конце плотного кожистого крылатого плода. В этом периоде верхняя часть корешка расположена внутри плода параллельно гипокотилю, а единственная семядоля согнута вдвое и также параллельна гипокотилю. Увеличение объема этих трех частей и, в особенности, быстрое развитие толстого выступа между гипокотилем и корешком в точке их изгиба разрывают твердый плод у его верхнего конца и позволяют изогнутому гипокотилю выйти наружу; повидимому, это и является функцией выступа. Одно семя было вырезано из плода и оставлено для прорастания во влажном воздухе; вскоре вокруг основания гипокотиля развился тонкий плоский диск, который разросся до необычайной ширины, представляя сходство с оборочкой, описанной у Mimosa, но несколько более широкой. Флао указывает, что у Mirabilis, относящейся к одному семейству с Abronia, вокруг основания гипокотиля развивается воротничок, или выступ, с одной стороны более широкий, чем с другой, и что он освобождает семядоли от их семенных покровов. Мы наблюдали только старые семена, которые разрывались вследствие всасывания влаги, независимо от какой-либо помощи со стороны выступа и прежде, чем пробивался корешок. Но из нашего опыта не следует, что то же самое должно иметь место и в отношении свежих и плотных плодов.

В заключение этого отдела настоящей главы, может быть, целесообразно еще раз бросить взгляд на обычные движения, совершаемые гипокотилем и эпикотилем, когда они пробиваются сквозь почву, а также немедленно после выхода их на поверхность, воспользовавшись для этого сравнением. Представим себе, что человек под тяжестью обрушившейся на него большой массы сена падает на руки и на колени, наклоняясь в то же время в одну сторону. Сначала он постарается выпрямить свою согнутую спину, изгибаясь в то же время по всем направлениям, чтобы хоть немного избавиться от окружающего давления. Это соответствовало бы соединенному действию апогеотропизма и круговой нутации, наблюдаемому в тех случаях, когда семя расположено в земле так, что изогнутый гипокотиль или эпикотиль растет сначала в горизонтальной или наклонной плоскости. Продолжая изгибаться, человек поднял бы затем свою согнутую спину возможно более высоко, что соответствовало бы росту и продолжающейся круговой нутации изогнутого гипокотиля или эпикотиля, не достигшего еще поверхности почвы. Как только человек почувствовал бы себя совершенно свободным, то, стоя еще на коленях и продолжая поворачиваться, он выпрямил бы верхнюю часть своего тела, что можно сравнить с изгибом базального колена дуги назад, способствующим в большин-

* Наше внимание было обращено на этот случай кратким замечанием Ноббе в его «Handbuch der Samenkunde», 1878, стр. 215, где приведен также рисунок проростка Martynia с пяткой, или выступом, в месте соединения корешка с гипокотилем. Это семя обладает очень плотной и крепкой кожурой и, возможно, нуждается в помощи для разрыва кожуры и освобождения семядолей.

стве случаев освобождению семядолей от находящихся в земле разорванных семенных покровов, а также с последующим выпрямлением всего гипокотиля или эпикотиля, причем круговая нутация все еще продолжается.

Круговая нутация выпрямившихся гипокотилей и эпикотилей. — Гипокотили, эпикотили и первые побеги многих исследованных нами проростков, выпрямившись и приняв вертикальное положение, непрерывно нутировали по кругу. Описанные ими, часто на протяжении двух дней сряду, разнообразные фигуры показаны на рисунках в предыдущей главе. Следует напомнить, что точки соединялись прямыми линиями, вследствие чего эти фигуры состоят из ломаных линий. Но если бы наблюдения производились через каждые несколько минут, то линии более или менее приближались бы к кривым и образовали бы неправильные эллипсы или овалы, а иногда, быть может, круги. Направление больших осей эллипсов, зарисованных в течение одного дня или нескольких дней сряду, обычно резко менялось, вплоть до того, что они составляли одна с другою прямые углы. Количество неправильных эллипсов или кругов, описанных в течение данного промежутка времени, у различных видов весьма неодинаково. Так, у *Brassica oleracea*, *Cerinthe major* и *Cucurbita ovifera* за 12 часов было закончено около четырех таких фигур, в то время как у *Solanum palinacanthum* и *Opuntia basilaris* — только немного более одной. Точно так же наблюдаются большие различия в величине фигур; так, они были очень малы и до некоторой степени сомнительны у Stapelia и велики у Brassica и т. д. Эллипсы, описанные *Lathyrus nissolia* и Brassica, были узки, между тем как у дуба они были широкие. Фигуры часто усложнены небольшими петлями и зигзагообразными линиями.

Так как большинство проростков перед развитием настоящих листьев отличаются малым, а иногда и очень малым ростом, то наибольшая длина пути, пройденного из стороны в сторону их нутирующими по кругу стеблями, была невелика; у гипокотиля *Githago segetum* она составляла около 0,2 дюйма, а у гипокотиля *Cucurbita ovifera* около 0,28 дюйма. Очень молодой побег *Lathyrus nissolia* передвинулся на расстояние около 0,14, такой же побег американского дуба — на 0,2, обыкновенного орешника — на 0,04 и довольно высокий побег Asparagus — на 0,11 дюйма. Наибольшая длина пути, пройденного влагалищеобразною семядолей *Phalaris Canariensis*, составляла 0,3 дюйма. Она двигалась, однако, не очень быстро, так как в одном случае верхушка пересекла пять делений микрометра, т. е. $^1/_{100}$ дюйма, за 22 минуты 5 секунд. Между тем, проросток *Nolana prostrata* прошел то же расстояние за 10 минут 38 секунд. Проростки капусты нутировали по кругу много быстрее, ибо верхушка одной семядоли пересекла $^1/_{100}$ дюйма на микрометре за 3 минуты 20 секунд. Это быстрое движение, сопровождаемое непрерывными колебаниями, представляло собою, при наблюдении под микроскопом, удивительное зрелище.

Недостаток света, по крайней мере в течение одного дня, нисколько не препятствовал круговой нутации гипокотилей, эпикотилей или молодых побегов исследованных нами проростков различных двудольных растений, а также молодых побегов некоторых однодольных. Действительно, круговая нутация была значительно отчетливее в темноте, чем на свету, ибо если свет падал сбоку, то стебель изгибался в его сторону, двигаясь по более или менее зигзагообразному пути.

Наконец, гипокотили многих проростков в течение зимы втягиваются в землю и даже совершенно исчезают под ней. Этот замечательный процесс, который, повидимому, служит им для защиты, подробно описан де Фризом.* Последний указывает, что это явление представляет собою результат сокращения паренхимных клеток корня. Но и сам гипокотиль в некоторых случаях сильно сокращается и покрывается, как мы наблюдали у *Githago segetum*, зигзагообразными морщинками, хотя сначала он гладок. Мы не устанавливали, в какой мере втягивание в землю и зарывание гипокотиля *Opuntia basilaris* зависит от его собственного сокращения, и в какой — от сокращения корешка.

Круговая нутация семядолей. — У всех проростков двудольных, описанных в последней главе, семядоли находились в постоянном движении, главным образом в вертикальной плоскости, совершая обыкновенно в течение суток один подъем и одно опускание. Но далеко не всегда движения были так просты: наблюдалось и много исключений. Так, семядоли *Ipomoea caerulea* в течение 16 часов 18 минут двигались 13 раз либо вверх, либо вниз. Семядоли *Oxalis rosea* в течение 24 часов совершили 7 таких же движений, а семядоли *Cassia tora* описали за 9 часов 5 неправильных эллипсов. Семядоли некоторых индивидуумов *Mimosa pudica* и *Lotus Jacobaeus* в течение 24 часов поднимались и опускались всего один раз, в то время как семядоли других особей производили в течение того же периода небольшое дополнительное колебательное движение. Таким образом, у различных видов и у различных индивидуумов одного и того же вида наблюдалось много градаций от одного единственного движения в течение дня до таких сложных колебательных движений, как у Ipomoea и Cassia. Противоположные семядоли одного и того же проростка двигаются до известной степени независимо одна от другой. Это можно было наблюдать у проростков *Oxalis sensitiva*, у которых одна семядоля в течение дня поднималась до тех пор, пока не становилась вертикальной, между тем как другая опускалась вниз.

Хотя движения семядолей обыкновенно происходили приблизительно в одной и той же вертикальной плоскости, их восходящий и нисходящий пути все-таки никогда полностью не совпадали; таким образом, описывались более или менее узкие эллипсы, и можно было с уверенностью сказать, что семядоли нутировали по кругу. Этот факт нельзя объяснить одним только удлинением семядолей вследствие роста, ибо само по себе оно не вызвало бы никакого бокового движения. Между тем, было очевидно, что в некоторых случаях, как, например, у семядолей капусты, происходило именно боковое движение, ибо эти последние не только двигались вверх и вниз, но в течение 14 часов 15 минут 12 раз отклонялись то вправо, то влево. Семядоли у *Solanum lycopersicum*, после опускания в предполуденное время, между 12 и 4 часами пополудни зигзагообразно двигались из стороны в сторону, а затем начинали подниматься. Семядоли *Lupinus luteus* настолько толсты (около 0,08 дюйма) и мясисты,** что казались мало способными к дви-

* «Bot. Zeitung», 1879, S. 649. См. также Winkler в «Verhandl. des Bot. Vereins der P. Brandenburg», Jahrg. XVI, S. 16, согласно цитате у Haberlandt, «Schutzeinrichtungen der Keimpflanze», 1877, S. 52.

** Несмотря на свою яркозеленую окраску, семядоли до некоторой степени походили на подземные. См. у Габерландта («Die Schutzeinrichtungen», etc., 1877, S. 95) интересное обсуждение вопроса о переходах между надземными и подземными семядолями у Leguminosae.

жению, и поэтому наблюдения над ними мы производили с особенным интересом; они несомненно совершали значительные движения вверх и вниз, а так как зарисованная линия была зигзагообразна, то, очевидно, имело место и некоторое боковое движение. Девять семядолей проростка *Pinus pinaster* ясно нутировали по кругу, и описанные фигуры скорее походили на неправильные круги, чем на неправильные овалы или эллипсы. Влагалищеобразные семядоли Gramineae нутируют по кругу, т. е. движутся во все стороны так же ясно, как гипокотили или эпикотили каких-либо двудольных растений. Наконец, нутировали по кругу и очень молодые листья папоротника и Selaginella.

В значительном большинстве случаев подвергнутые тщательному наблюдению семядоли в утренние часы опускаются немного вниз, а после полудня или вечером немного поднимаются. Таким образом, они приподняты значительно сильнее ночью, чем в середине дня, когда они распростерты почти горизонтально. Следовательно, круговое нутационное движение обнаруживает, по крайней мере отчасти, периодичность, что несомненно стоит, как мы позже увидим, в связи с суточным чередованием света и темноты. Семядоли некоторых растений ночью поднимаются так сильно, что стоят почти или совершенно вертикально. В последнем случае они тесно соприкасаются одна с другой. С другой стороны, семядоли некоторых растений ночью опускаются почти или полностью вертикально вниз, и в этом последнем случае они прижимаются к верхней части гипокотиля. У некоторых видов Oxalis семядоли ночью направлены вертикально вверх, между тем как у других видов того же рода они опускаются вертикально вниз. Во всех этих случаях о семядолях можно сказать, что они спят, ибо они двигаются точно так же, как листья спящих растений. Это движение имеет определенную цель и поэтому будет рассмотрено в одной из следующих глав, посвященной этому вопросу.

Чтобы получить некоторое представление об относительном количестве случаев, когда семядоли двудольных растений (за исключением, конечно, подземных) заметно меняли ночью свое положение, были произведены наблюдения еще над одним или несколькими видами из различных родов, кроме видов, описанных в предыдущей главе. Всего мы подвергли наблюдениям 153 рода, которые были выбраны так, чтобы они относились к возможно большему числу семейств. Положение семядолей наблюдалось в середине дня и затем ночью. Те, которые были расположены вертикально или под углом, по крайней мере, в 60° выше или ниже горизонта, отмечались как спящие. Таких родов было 26. Из них у 21 семядоли некоторого числа видов ночью поднимались и только у 6 опускались. Некоторые из этих последних случаев, по причинам, которые будут изложены в главе о сне семядолей, представляются несколько сомнительными. Если семядоли, которые в полдень были почти горизонтальны, стояли ночью более чем на 20° и менее чем на 60° выше горизонта, то они считались «ясно поднявшимися». Таких родов было 38. Мы не встречали ясных примеров семядолей, периодически опускающихся ночью всего на несколько градусов, хотя, несомненно, такие случаи имеются. Мы уже рассмотрели 64 рода из 153; остаются 89, у которых семядоли ночью не меняли своего положения даже и на 20°, т. е. в степени, заметной для невооруженного глаза и для памяти. Но из этого обстоятельства не следует, что такие семядоли вовсе не двигались, ибо в нескольких случаях при тщательном наблюдении было установлено, что они поднимались на несколько градусов.

Число 89, может быть, следовало бы немного увеличить, так как у некоторых видов немногих родов, например Trifolium и Geranium, которые причислены к «спящим», семядоли оставались ночью почти горизонтальными. Поэтому такие роды можно было бы прибавить к 89. Далее, один вид Oxalis ночью обычно поднимал свои семядоли над горизонтом более, чем на 20°, и менее, чем на 60°, так что этот род можно было бы причислить к двум разрядам. Впрочем, так как нам не часто приходилось наблюдать по нескольку видов одного и того же рода, то мы избегали таких двойных записей.

В одной из следующих глав будет показано, что листья многих растений, которые не спят, поднимаются на несколько градусов вечером и в течение первой половины ночи: рассмотрение периодичности движений семядолей целесообразно отложить до этой главы.

О подушечках, или сочленениях, семядолей. — У некоторых проростков, описанных в этой и предыдущей главе, верхушка черешка семядоли развита в подушечку, или сочленение (такие различные названия дают этому органу), подобное тем, которыми снабжены многие листья. Оно состоит из массы небольших клеток, отличающихся бледной окраской вследствие отсутствия хлорофилла, и имеет, как показано на прилагаемом рисунке, более или менее выпуклые очертания. У *Oxalis sensitiva* две трети черешка, а у *Mimosa pudica* короткие вторичные черешки листочков, повидимому, целиком превращены в подушечки. У листьев, снабженных подушечками, периодические движения, согласно Пфефферу,* зависят от того, что клетки подушечки поочередно растягиваются более быстро то на одной стороне, то на другой; напротив, сходные движения листьев, не имеющих подушечек, обусловливаются тем, что у них попеременно то одна сторона растет быстрее, то другая.** Пока лист, снабженный подушечкою, молод и продолжает расти, его движение зависит от обеих этих причин,*** и если справедливо мнение, которого придерживаются теперь многие ботаники, а именно, что росту всегда предшествует растяжение растущих клеток, то различие между движениями, происходящими при помощи подушечек и без них, сводится к тому, что в первом случае растяжение клеток не сопровождается ростом, а во втором — сопровождается.

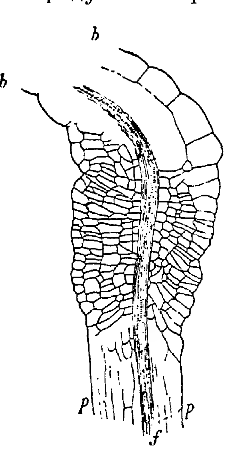


Рис. 63. *Oxalis rosea*

Продольный разрез подушечки на верхушке черешка семядоли, зарисованный при помощи камеры-люциды при увеличении в 75 раз: *p*, *p* — черешок; *f* — сосудисто-волокнистый пучок; *b*, *b* — начало пластинки семядоли.

Вдоль средней жилки обеих снабженных подушечками семядолей довольно старого проростка *Oxalis Valdiviana* были нанесены тушью точки; расстояние между ними неоднократно измерялись в течение $8^3/_4$ дней при помощи окулярного микрометра и не обнаружили никаких следов увеличения. Поэтому почти наверное можно сказать, что сама подушечка в это время не росла. Тем не менее, в течение всего этого времени и десять дней спустя эти семядоли каждую ночь вертикально под-

* «Die periodischen Bewegungen der Blattorgane», 1875.
** Batalin, «Flora», Oct. 1, 1873.
*** Pfeffer, ibid., S. 5.

нимались. У нескольких проростков, выращенных из семян, приобретенных под названием *Oxalis floribunda*, семядоли в течение долгого времени продолжали ночью двигаться вертикально вниз, причем движение, повидимому, зависело исключительно от подушечек, ибо их черешки имели приблизительно одинаковую длину у молодых и у старых проростков, образовавших настоящие листья. С другой стороны, у некоторых видов Cassia было видно и без измерения, что снабженные подушечками семядоли в течение нескольких недель продолжали сильно увеличиваться в длину. Таким образом, растяжение клеток подушечек и рост черешка, вероятно, вместе служили причиною их продолжительных периодических движений. Было также установлено, что семядоли многих растений, не снабженные подушечками, быстро увеличивались в длину, причем их периодические движения, без сомнения, зависели исключительно от роста.

Исходя из взгляда, что периодические движения всех семядолей в первую очередь зависят от увеличения объема клеток, сопровождаемого или не сопровождаемого ростом, легко понять, что в этих двух группах существует лишь небольшая разница в виде или форме движения. В этом можно убедиться, сравнивая диаграммы, приведенные в предыдущей главе. Так, движения семядолей *Brassica oleracea* и *Ipomoea caerulea*, не имеющих подушечек, отличаются той же сложностью, что и движения снабженных ими Oxalis и Cassia. Снабженные подушечками семядоли нескольких индивидуумов *Mimosa pudica* и *Lotus Jacobaeus* совершили только одно колебание за 24 часа, в то время как семядоли других индивидуумов тех же растений за тот же период дважды поднялись и опустились. Случайно нам удалось наблюдать то же самое у лишенных подушечки семядолей *Cucurbita ovifera*. Движения семядолей, снабженных подушечками, обычно имеют более широкий размах, чем у семядолей без подушечек; тем не менее, некоторые из этих последних изменяли свой наклон на 90°. Существует, однако, одно важное различие между этими двумя группами. Ночные движения семядолей без подушечек, например у Cruciferae, Cucurbitaceae, Githago и Beta, никогда не продолжаются, в сколько-нибудь заметной степени, даже неделю. С другой стороны, семядоли, снабженные подушечками, как мы сейчас покажем, продолжают подниматься ночью в течение значительно более продолжительного периода, даже более месяца. Однако не подлежит сомнению, что этот период в значительной степени зависит от температуры, действию которой подвергаются проростки, и, соответственно, от скорости их развития.

Oxalis Valdiviana. — Несколько семядолей, которые недавно раскрылись и в полдень 6 марта были расположены горизонтально, к ночи поднялись и приняли вертикальное положение. 13-го появился первый настоящий лист, который к ночи был окружен поднявшимися семядолями. 9 апреля, через 35 дней, растение имело шесть развитых листьев, и все же ночью семядоли поднимались почти вертикально вверх. Семядоли другого проростка, который при первом наблюдении уже имел один развитый лист, стояли ночью вертикально, и это наблюдалось в течение 11 следующих дней. Через 16 дней после первого наблюдения оказались развитыми два листа, семядоли же ночью все еще сильно поднимались. Через 21 день семядоли днем были опущены ниже горизонта, однако ночью поднялись на 45° выше горизонта. Через 24 дня после первого наблюдения (которое было начато, когда развился первый настоящий лист) семядоли перестали подниматься ночью.

Oxalis (Biophytum) sensitiva. — Семядоли нескольких проростков через 45 дней после того, как они впервые раскрылись, стояли ночью почти вертикально и тесно окружали один или два настоящих листа, образовавшихся к тому времени. Эти проростки находились в очень теплом помещении, и развитие их происходило быстро.

Oxalis corniculata.— Семядоли ночью не стояли вертикально, но обыкновенно поднимались над горизонтом под углом около 45°. Это продолжалось в течение 23 дней после их первого раскрывания, причем за это время развились два листа. Даже спустя 29 дней они все еще умеренно поднимались выше своего дневного горизонтального или наклонного вниз положения.

Mimosa pudica.— В первый раз семядоли раскрылись 2 ноября и ночью стояли вертикально. 15-го образовался первый лист, и к ночи семядоли приняли вертикальное положение. 28-го они вели себя так же. 15 декабря, т. е. через 44 дня, семядоли ночью еще значительно поднялись. Однако семядоли другого проростка, который был старше всего на один день, поднялись очень мало.

Mimosa albida.— Наблюдения над проростком производились только 12 дней, причем за это время развился лист, и ночью семядоли стояли совершенно вертикально.

Trifolium subterraneum.— У проростка в возрасте 8 дней в 10 часов 30 минут утра семядоли были расположены горизонтально, а в 9 часов 15 минут вечера — вертикально. Спустя два месяца, в течение которых развились первый и второй настоящие листья, семядоли еще производили то же самое движение. К этому времени размеры их сильно увеличились, и они сделались овальными. Их черешки достигали в длину 0,8 дюйма!

Trifolium strictum. — Спустя 17 дней семядоли еще поднимались ночью, но позже наблюдения не производились.

Lotus Jacobaeus.— Семядоли нескольких проростков с хорошо развитыми листьями поднимались ночью под углом приблизительно в 45°, и даже после того, как развились 3 или 4 кольца листьев, семядоли ночью поднимались значительно выше своего дневного горизонтального положения.

Cassia mimosoides.— Семядоли этого индийского вида через 14 дней после своего первого раскрывания, когда они имели уже один развившийся лист, стояли днем горизонтально, а ночью вертикально.

Cassia sp. ? (большое южнобразильское дерево; выращено из семян, присланных нам Ф. Мюллером). — Семядоли спустя 16 дней после того, как они впервые раскрылись, сильно увеличились в размерах; проросток имел два только что образовавшихся листа. Днем семядоли находились в горизонтальном положении, а ночью в вертикальном; в дальнейшем наблюдения не производились.

Cassia neglecta (также южнобразильский вид.) — Через 34 дня после первого раскрывания своих семядолей проросток имел в высоту от 3 до 4 дюймов и нес 3 хорошо развитых листа; семядоли, находившиеся днем почти в горизонтальном положении, ночью стояли вертикально, тесно прижимаясь к молодому стеблю. У семядолей другого проростка того же возраста, имевшего 5 дюймов в высоту и 4 хорошо развитых листа, наблюдалось ночью в точности то же самое.

Известно,* что в строении верхней и нижней половины листовых подушечек не наблюдается различий, достаточных для объяснения их движений вверх и вниз. В этом отношении семядоли представляют со-

* Pfeffer, «Die period. Bewegungen», 1875, S. 157.

бою необыкновенно удобный объект для сравнения структуры двух половинок, ибо семядоли *Oxalis Valdiviana* ночью вертикально поднимаются, между тем как семядоли *O. rosea* вертикально опускаются. И все же, когда были сделаны разрезы их подушечек, между соответственными половинками этого органа у двух видов, двигающихся столь различным образом, нельзя было установить ясного различия. У *O. rosea*, правда, в нижней половине было значительно больше клеток, чем в верхней, но это наблюдалось также и у одного экземпляра *O. Valdiviana*. Семядоли обоих видов ($3^1/_2$ мм длиною) были исследованы утром, когда они находились в горизонтальном положении, причем верхняя поверхность подушечки *O. rosea* была тогда сморщена в поперечном направлении, обнаруживая таким образом, что она находилась в сжатом состоянии, и этого можно было ожидать, ибо семядоли *O. rosea* ночью опускаются; у *O. Valdiviana*, семядоли которой ночью поднимаются, сморщенной оказалась нижняя поверхность.

Trifolium представляет собою естественный род, и листья всех рассмотренных нами видов снабжены подушечками; это наблюдается и у семядолей *T. subterraneum* и *T. strictum*, которые ночью стоят вертикально, между тем как семядоли *T. resupinatum* не обнаруживают никаких следов ни подушечки, ни какого-либо ночного движения. Это было установлено измерением расстояния между верхушками семядолей четырех проростков в полдень и ночью. Правда, у этого вида, как и у других, первый сформировавшийся лист, который имеет простую, а не тройчатую пластинку, поднимается и засыпает подобно конечному листочку взрослого растения.

У другого естественного рода, Oxalis, семядоли *O. Valdiviana*, *rosea*, *floribunda*, *articulata* и *sensitiva* снабжены подушечками, и все они ночью движутся вверх или вниз, принимая вертикальное положение. У этих нескольких видов подушечка находится вблизи пластинки семядоли, что наблюдается, как правило, у большинства растений. *Oxalis corniculata* (var. *Atro-purpurea*) отличается в нескольких отношениях. Ночью ее семядоли поднимаются в весьма неодинаковой степени, редко больше, чем на 45°, а у одной группы проростков (приобретенной под названием *O. tropaeoloides*, но несомненно относящейся к вышеупомянутой разновидности) они поднимались только от 5 до 15° выше горизонта. Подушечка развита несовершенно и в крайне изменчивой степени, так что, повидимому, она находится на пути к исчезновению. Нам кажется, что до сих пор такой случай не был описан. Подушечка имеет зеленую окраску, так как ее клетки содержат хлорофилл. Расположена она вблизи середины черешка, а не на верхнем конце его, как у всех других видов. Ночное движение осуществляется отчасти при ее помощи, а отчасти путем роста верхней части черешка, как у растений, лишенных подушечки. Из этих соображений, а также вследствие того, что мы частично проследили развитие подушечки, начиная с очень молодого возраста, нам представляется уместным описать этот случай с некоторыми подробностями.

Если вырезать семядоли *Oxalis corniculata* из семени, из которого они вскоре появились бы естественным путем, то нельзя открыть никакого следа подушечки, причем все клетки, образующие короткий черешок, числом 7 в одном продольном ряду, имеют приблизительно одинаковую величину. У проростков в возрасте одного или двух дней подушечка была выражена настолько неотчетливо, что вначале мы думали, будто ее и не существует; но в середине черешка

можно было видеть неясно ограниченную поперечную зону клеток, много более коротких, чем расположенные выше и ниже, но по ширине одинаковых с этими последними. Они имели такой вид, как будто только что возникли вследствие поперечного деления длинных клеток. И едва ли могло быть сомнение в том, что это действительно так и было, ибо клетки черешка, вырезанного из семени, имели в длину в среднем 7 делений микрометра (каждое деление равнялось 0,003 мм) и были следовательно немного длиннее, чем клетки хорошо развитой подушечки, длина которых варьировала от 4 до 6 тех же самых делений. Через несколько дней эта неясно выраженная зона клеток становится вполне отчетливой; при этом, хотя она не простирается на всю ширину черешка и хотя ее клетки имеют зеленый цвет вследствие содержания хлорофилла, они все же, несомненно, образуют настоящую подушечку, выполняющую, как мы сейчас увидим, свойственные ей функции. Эти небольшие клетки были расположены продольными рядами и число их варьировало от 4 до 7; длина самих клеток в различных частях одной и той же подушечки и у различных индивидуумов также была неодинакова. На прилагаемых рисунках А и В (рис. 64) мы видим эпидермис * средней части черешков двух проростков, имевших хорошо развитые для этого вида подушечки. Они представляют резкий контраст с подушечками *O. rosea* (см. выше рис. 63) или *O. Valdiviana*. У проростков, неправильно названных *O. tropaeoloides*, семядоли которых поднимаются ночью очень незначительно, число малых клеток было еще меньше, и местами они составляли всего один поперечный ряд, в других же местах — короткие продольные ряды всего лишь из двух или трех клеток. Тем не менее, их было достаточно, чтобы обратить на себя внимание, когда весь черешок, как прозрачный объект, рассматривался под микроскопом. Едва ли можно было сомневаться, что у этих проростков подушечка становилась рудиментарной и была на пути к исчезновению. Этим объясняется ее большая изменчивость в отношении строения и функций.

В следующей таблице приведены некоторые размеры клеток довольно хорошо развитых подушечек *O. corniculata*:

	Деления микрометра **
Однодневный проросток, с семядолями длиною в 2,3 мм	
Средняя длина клеток подушечки	6—7
Длина наиболее длинной клетки ниже подушечки	13
Длина наиболее длинной клетки выше подушечки	20
Пятидневный проросток, длина семядоли 3,1 мм, подушечка ясно выражена	
Средняя длина клеток подушечки	6
Длина наиболее длинной клетки ниже подушечки	22
Длина наиболее длинной клетки выше подушечки	40
Восьмидневный проросток, длина семядоли 5 мм настоящий лист сформирован, но еще не раскрыт	
Средняя длина клеток подушечки	9
Длина наиболее длинной клетки ниже подушечки	44
Длина наиболее длинной клетки выше подушечки	70
Тринадцатидневный проросток, длина семядоли 4,5 мм, небольшой настоящий лист вполне развит	
Средняя длина клеток подушечки	7
Длина наиболее длинной клетки ниже подушечки	30
Длина наиболее длинной клетки выше подушечки	60

* Продольные срезы показывают, что клетки эпидермиса по своей форме могут дать довольно верное представление о клетках, составляющих подушечку.

** Каждое деление равно 0,003 мм.

Мы видим здесь, что с возрастом длина клеток подушечки, по сравнению с клетками черешка выше и ниже ее, увеличивается лишь незначительно, но они продолжают расти в ширину и в этом отношении сохраняют равенство с другими клетками черешка. Однако, как можно видеть из данных измерений 8-дневного проростка, скорость роста в различных частях семядолей неодинакова.

Семядоли однодневных проростков ночью значительно поднимаются, иногда в такой же степени, как и на более поздних стадиях, но в этом отношении наблюдается большое разнообразие. Так как подушечка вначале выражена так неясно, то, вероятно, движение зависит в это время не от растяжения ее клеток, а от периодически неравномерного роста черешка. Из сравнения проростков различного возраста было ясно, что рост черешка сосредоточен, главным образом, в верхней части его между подушечкой и пластинкой. Это находится в согласии с фактом (установленным при вышеупомянутых измерениях), что в верхней части черешка клетки достигают большей длины, чем в нижней. У 11-дневного проростка было найдено, что ночной подъем в значительной степени зависит от действия подушечки, так как ночью черешок был изогнут в этом месте вверх. Днем, когда черешок был расположен горизонтально, нижняя поверхность подушечки была сморщена, а верхняя натянута. Хотя в зрелом возрасте семядоли ночью поднимаются не выше, чем в молодом, все же, чтобы достигнуть обычного для них ночного положения, они должны изменить свой наклон на более значительный угол (доходивший в одном случае до 63°), так как днем они обыкновенно опускаются ниже горизонта. Даже у 11-дневного проростка движение зависело не исключительно от подушечки, так как пластинка в месте соединения с черешком была изогнута вверх, что нужно отнести на счет неравномерного роста. Следовательно, периодические движения семядолей *O. corniculata* зависят от двух различных, но связанных между собою процессов, а именно, от растяжения клеток подушечки и от роста верхней части черешка, включая основание пластинки.

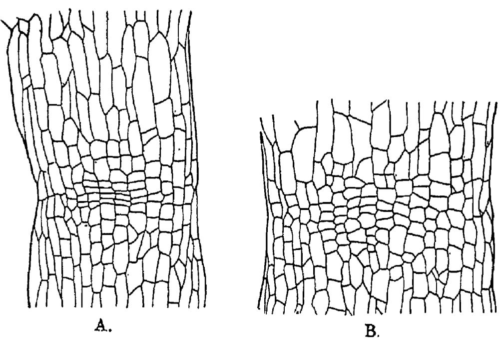


Рис. 64. *Oxalis corniculata*

A и B — почти рудиментарные подушечки семядолей двух довольно старых проростков, видимые, благодаря прозрачности, в оптическом разрезе. Увеличено в 50 раз.

Lotus Jacobaeus.— Проростки этого растения в некоторых отношениях сходны с проростками *Oxalis corniculata*, в других же отношениях, по нашему мнению, являются единственными в своем роде. У семядолей в течение первых 4 или 5 дней их жизни не наблюдается ясно выраженного ночного движения, но в дальнейшем они принимают ночью вертикальное или почти вертикальное положение. Однако в этом отношении наблюдается определенная изменчивость, зависящая, повидимому, от времени года и от степени освещения проростков днем. У более зрелых проростков, семядоли которых достигают 4 мм в длину и ночью значительно поднимаются, возле самой пластинки имеется хорошо развитая подушечка, бесцветная и значительно более узкая, чем остальной черешок, от которого она резко отделяется. Она состоит из массы небольших клеток в среднем длиною в 0,021 мм, между тем как клетки нижней части че-

решка имеют в длину около 0,06 мм, а клетки пластинки—от 0,034 до 0,04 мм. Клетки эпидермиса нижней части черешка выступают в виде конусов и, таким образом, отличаются формою от клеток, расположенных выше подушечки.

Обращаясь теперь к весьма молодым проросткам, семядоли которых ночью не поднимаются и имеют всего от 2 до $2^1/_2$ мм в длину, мы находим, что в их черешках нельзя обнаружить определенной зоны малых клеток, лишенных хлорофилла и отличающихся внешнею формою от клеток, расположенных ниже. Тем не менее, в том месте, где позже образуется подушечка, клетки меньше (в среднем 0,015 мм длиною), чем клетки нижней части того же черешка, которые к основанию его постепенно увеличиваются в размерах, достигая наибольшей длины в 0,030 мм. В этом раннем возрасте клетки пластинки имеют в длину около 0,027 мм. Мы видим, таким образом, что подушечку образуют клетки верхней части черешка, рост которых в длину продолжается лишь короткое время, а затем приостанавливается, что сопровождается потерею их хлорофилльных зерен. Между тем, клетки нижней части черешка долгое время продолжают увеличиваться в длину, а клетки эпидермиса становятся более конусовидными. Следовательно, тот своеобразный факт, что семядоли этого растения первоначально не спят, обусловлен тем обстоятельством, что в раннем возрасте подушечка еще не развита.

Из этих двух примеров с Lotus и Oxalis мы видим, что развитие подушечек является результатом того, что в раннем возрасте на небольшом ограниченном участке черешка почти полностью приостанавливается рост клеток. У *Lotus Jacobaeus* вначале клетки немного увеличиваются в длину, у *Oxalis corniculata* они немного уменьшаются вследствие деления. Поэтому, совокупность таких небольших клеток, образующих подушечку, у различных видов одного и того же рода может быть без особенных трудностей приобретена или потеряна, и мы знаем, что проростки некоторых видов Trifolium, Lotus и Oxalis имеют хорошо развитую подушечку, между тем как другие ее не имеют совсем или же имеют в рудиментарном состоянии. Так как движения, обусловленные увеличением тургора клеток поочередно в двух половинках подушечки, в значительной степени должны зависеть от растяжения и последующего сокращения их стенок, то легко понять, почему большое количество малых клеток должно быть более эффективным, чем незначительное количество крупных клеток, занимающих тот же объем. Так как подушечка образуется путем остановки роста ее клеток, то зависящие от ее действия движения могут продолжаться долго без увеличения длины соответствующей части растения. Возможность таких длительных движений является, повидимому, главным результатом, приобретенным благодаря развитию подушечек. Если бы возрастание тургора клеток всегда сопровождалось ростом, то длительное движение какой-либо части растения было бы невозможно без чрезмерного удлинения ее.

Неправильности периодических движений семядолей под влиянием света. — Гипокотили и семядоли большинства проростков, как хорошо известно, чрезвычайно гелиотропичны. Но, кроме гелиотропического, семядоли испытывают также паратоническое (по выражению Сакса) действие света, т. е. их дневные периодические движения значительно и быстро нарушаются вследствие изменений интенсивности или из-за отсутствия света. Это выражается не в том, что они перестают нутировать по кругу в темноте, ибо во всех многочисленных случаях, которые мы наблюдали, они продолжали это движение; но нормальный порядок их движений в связи с чередованием дня и ночи значительно нару-

шается или совершенно уничтожается. Это остается в силе как для видов, семядоли которых поднимаются и опускаются ночью так сильно, что их можно назвать спящими, так и для других, у которых они поднимаются лишь незначительно. Однако различные виды реагируют на изменения света в весьма различной степени.

Например, семядоли *Beta vulgaris*, *Solanum Lycopersicum*, *Cerinthe major* и *Lupinus luteus*, помещенные в темноту, двигались в послеполуденное время и в первой половине ночи вниз, вместо того чтобы подниматься, как это имело бы место, если бы они находились на свету. Не все экземпляры Solanum вели себя одинаково, ибо семядоли одного из них между 2 часами 30 минутами пополудни и 10 часами вечера нутировали вокруг одной и той же точки. Семядоли проростка *Oxalis corniculata*, слабо освещенного сверху, в первое утро двигались нормальным образом вниз, но на следующее утро они двигались вверх. Семядоли *Lotus Jacobaeus* никак не реагировали на четырехчасовое полное затемнение, однако, когда они были помещены под двойное потолочное окно, через которое они слабо освещались, то на третье утро они совершенно потеряли свою способность к периодическим движениям. С другой стороны, семядоли *Cucurbita ovifera* в течение всего дня нормально двигались в темноте.

Проростки *Githago segetum* утром, прежде чем их семядоли раскрылись, были слабо освещены сверху и оставались закрытыми в течение ближайших 40 часов. Другие проростки, после того как их семядоли утром раскрылись, были помещены в темноту, и семядоли начали закрываться лишь по истечении приблизительно 4 часов. Семядоли *Oxalis rosea* опустились вертикально вниз после того, как они 1 час 20 минут оставались в темноте; однако семядоли некоторых других видов Oxalis не реагировали на затемнение, даже если оно продолжалось несколько часов. Семядоли нескольких видов Cassia в высшей степени чувствительны к изменениям силы действующего на них света. Так, проростки неизвестного южнобразильского вида (большое и красивое дерево) были вынесены из теплицы и помещены на столе посредине комнаты с двумя северо-восточными и одним северо-западным окном. Таким образом, они были вполне хорошо освещены, хотя, конечно, хуже, чем в теплице, так как день был умеренно ясный. Через 36 минут семядоли, вначале расположенные горизонтально, поднялись вертикально вверх и закрылись как во время сна. Пробыв в таком состоянии на столе 1 час 13 минут, они начали раскрываться. Семядоли молодых проростков другого бразильского вида и *C. neglecta*, с которыми было поступлено точно так же, вели себя сходным образом, за исключением того, что они не поднимались вверх так высоко. Спустя приблизительно час они снова пришли в горизонтальное положение.

А вот более интересный случай: семядоли проростков *Cassia tora* в двух горшках, стоявших некоторое время на столе в только что описанной комнате, находились в горизонтальном положении. Затем один горшок был выставлен на 2 часа на слабый солнечный свет, причем семядоли оставались горизонтальными; затем он был перенесен обратно на стол, и через 50 минут семядоли поднялись над горизонтом на 68°. Другой горшок был помещен на те же 2 часа в комнате за экраном, куда доходило очень мало света, и семядоли поднялись над горизонтом на 63°; затем горшок был перемещен на стол, и через 50 минут семядоли опустились на 33°. Эти два горшка с проростками одного и того же возраста стояли тесно один возле другого и подвергались действию одного и того же количества света, и, несмотря на это, семядоли в одном горшке поднимались, а в другом в то же самое время опускались. Этот удивительный факт показывает, что движения семядолей зависят не от действительного количества света,

а от изменения его интенсивности или силы. Аналогичный эксперимент был произведен с двумя сериями проростков, экспонированными на слабом, но различном по силе свету, и результат получился тот же самый. Однако движения семядолей этого вида Cassia в значительной степени определяются (как и во многих других случаях), независимо от освещения, привычкою или наследственностью. В самом деле, проростки, которые были умеренно освещены в течение дня, всю ночь и следующее утро выдерживались в полной темноте, и все же утром семядоли их были частично открыты и оставались открытыми в темноте в течение 6 часов. В другом горшке, с которым в другом случае было поступлено точно так же, в 7 часов утра семядоли были открыты и оставались открытыми в темноте 4 часа 30 минут, после чего они начали закрываться. И все-таки эти самые проростки, когда их в середине дня перенесли из умеренно яркого на умеренно тусклый свет, как мы уже видели, подняли свои семядоли высоко над горизонтом.

Чувствительность семядолей к прикосновению. — Этот вопрос не представляет большого интереса, так как неизвестно, имеет ли чувствительность этого рода какое-либо значение для прорастающих растений. Лишь у четырех родов мы наблюдали подобные случаи, хотя мы тщетно исследовали семядоли многих других растений. Род Cassia в этом отношении является, повидимому, из ряда вон выходящим; так, обеим семядолям *C. tora*, когда они находились в горизонтальном положении, в течение 3 минут наносились легкие удары очень тонким прутиком, и спустя несколько минут они образовали одна с другою угол в 90°, так что каждая из них поднялась на 45°. У другого проростка одной семядоле наносились таким же образом легкие удары в течение 1 минуты, и за 9 минут она поднялась на 27°, а за следующие 8 минут — еще на 10°. Противоположная семядоля, которой удары не наносились, вообще едва ли двигалась. Во всех этих случаях менее, чем через полчаса, семядоли снова пришли в горизонтальное положение. Подушечка является наиболее чувствительной частью, ибо при слабом уколе булавкой в этом месте три семядоли поднялись вертикально вверх. Однако пластинка также обнаружила чувствительность, причем предварительно были приняты меры, чтобы защитить подушечку от прикосновения. Капли воды, помещенные осторожно на семядоли, не вызвали никакого эффекта, но чрезвычайно тонкая струя воды, выпущенная из промывалки, заставила семядоли подниматься вверх. Когда по горшку быстро ударяли палкой и тем вызывали его сотрясение, семядоли слегка поднимались. Когда крошечная капля азотной кислоты была помещена на обе подушечки проростка, семядоли поднялись так быстро, что легко можно было видеть, как они движутся, а почти немедленно после этого они начали опускаться. Но подушечки были убиты и побурели.

Семядоли неизвестного вида Cassia (большое дерево из юж. Бразилии), после того как подушечки и пластинки их обеих были потерты в течение 1 минуты прутиком, за 26 минут поднялись на 31°; но когда таким же образом были потерты только одни пластинки, то семядоли поднялись лишь на 8°. Замечательно длинные и узкие семядоли третьего неизвестного вида из Ю. Бразилии не двигались, после того как их пластинки в шести случаях в течение 30 секунд или 1 минуты терли заостренной палочкой. Но когда подушечку потирали и слегка кололи булавкой, семядоли поднимались в течение нескольких минут на 60°. Несколько семядолей *C. neglecta* (также из юж. Бразилии), после трения их прутиком в течение 1 минуты, поднимались за промежуток времени от 5 до 15 минут на различные углы между 16 и 34°. Их чувствительность сохраняется и в более зрелом возрасте, ибо семядоли небольшого 34-дневного растения *C. neglecta*, несущего три настоящих листа, поднимались, когда их слегка сдавливали между пальцами. Несколько проростков были выставлены на 30 минут

на ветер (при темп. 50°F), достаточно сильный, чтобы заставить семядоли дрожать, но, к нашему изумлению, это не вызвало никакого движения. Семядоли четырех проростков индийской *C. glauca* либо подвергались в течение 2 минут трению тоненьким прутиком, либо же слегка сдавливались: одна из них поднялась на 34°, другая только на 6°, третья на 13° и четвертая на 17°. Семядоля *C. florida*, с которой поступали таким же образом, поднялась на 9°; семядоля *C. corymbosa* поднялась на $7^1/_2$°, а семядоля весьма отличающейся от других *C. mimosoides* только на 6°. Семядоли *C. pubescens*, повидимому, совсем нечувствительны, равно как и семядоли *C. nodosa*; впрочем, последние довольно толсты и мясисты и ночью вообще не поднимаются, т. е. не спят.

Smithia sensitiva. — Это растение принадлежит к отличающейся от Cassia группе бобовых. Обе семядоли довольно старого проростка с частично раскрывшимся первым настоящим листом в течение 1 минуты подвергались трению тоненьким прутиком, и через 5 минут каждая из них поднялась на 32°; в этом положении они оставались 15 минут, но через 40 минут после трения оказалось, что каждая из них опустилась на 14°. Обе семядоли другого, более молодого проростка в течение 1 минуты слегка терли таким же способом, и через 32 минуты каждая из них поднялась на 30°. Они оказались совершенно нечувствительными к тонкой струе воды. Семядоли *S. Pfundii*, африканского водяного растения, толсты и мясисты. Они не чувствительны и не спят.

Mimosa pudica и *albida*. — Пластинки нескольких семядолей обоих этих растений подвергались трению или слабому царапанию иголкой в течение 1 или 2 минут, но не обнаружили никаких признаков движения. Однако когда таким же образом были поцарапаны подушечки шести семядолей *M. pudica*, то две из них слегка поднялись. Возможно, что в этих двух случаях подушечка была слегка сдавлена, ибо при надавливании подушечки другой семядоли последняя немного поднялась. Таким образом, семядоли Mimosa, повидимому, менее чувствительны, чем семядоли упомянутых ранее растений.*

Oxalis sensitiva. — Пластинки и подушечки двух семядолей, находившихся в горизонтальном положении, в течение 30 секунд подвергались трению или скорее щекотанию при помощи тонкой расщепленной щетинки, и за 10 минут каждая из них поднялась на 48°; при новом наблюдении, через 35 минут после трения, оказалось, что семядоли поднялись еще на 4°, а еще через 30 минут они опять приняли горизонтальное положение. После частого постукивания палочкой о горшок, в течение 1 минуты, семядоли двух проростков за 11 минут значительно поднялись. Один горшок был перенесен на небольшое расстояние на подносе и при этом подвергнут сотрясению; в результате семядоли четырех проростков за 10 минут все поднялись, а через 17 минут одна была поднята на 56°, другая на 45°, третья почти на 90° и четвертая на 90°. Еще через 40 минут три проростка снова в значительной степени раскрылись. Эти наблюдения были сделаны прежде, чем мы узнали, с какой необычайно большой скоростью семядоли нутируют по кругу, и, следовательно, здесь возможна ошибка. Тем не менее, в высшей степени невероятно, чтобы в восьми приведенных случаях все семядоли поднимались как раз в то время, когда они подвергались раздражению. Семядоли *Oxalis Valdiviana* и *rosea* не обнаружили чувствительности к трению.

Наконец, существует, повидимому, некоторое соотношение между повадкой семядолей принимать ночью вертикальное положение, или

* Единственное замечание о чувствительности семядолей, которое мы встретили, относится к Mimosa, а именно Ог. П. де Кандоль говорит («Phys. Vég.», 1832, tome II, p. 865): «Семядоли *M. pudica*, когда их раздражают, стремятся сблизиться своими верхними поверхностями».

спать, и их чувствительностью, особенно чувствительностью их подушечек к прикосновению, ибо все вышеупомянутые растения ночью спят. С другой стороны, есть много растений, семядоли которых спят и в то же время не обнаруживают ни малейшей чувствительности. Так как семядоли нескольких видов Cassia легко поддаются влиянию как некоторого ослабления света, так и прикосновения, то мы думали, что эти два вида чувствительности могут быть поставлены в связь; однако это не является необходимостью, ибо семядоли *Oxalis sensitiva*, находившиеся в одном случае $1^1/_2$ часа, а в другом приблизительно 4 часа в темной камере, не поднимались. Некоторые другие семядоли, например *Githago segetum*, сильно реагируют на ослабление света, но не двигаются при уколе иголкой. Представляется весьма вероятным, что у одного и того же растения существует некоторая связь между чувствительностью его семядолей и листьев, так как описанные выше Smithia и Oxalis были названы sensitiva благодаря тому, что их листья чувствительны, и хотя листья нескольких видов Cassia нечувствительны к прикосновению, все же, если потрясти ветвь или опрыскать ее водою, то они частично принимают свое ночное, свисающее вниз положение. Однако связь между чувствительностью к прикосновению семядолей и листьев одного и того же растения не является очень тесной, как можно заключить из того, что семядоли *Mimosa pudica* обладают лишь слабой чувствительностью, между тем как хорошо известно, что ее листья чувствительны в высшей степени. Далее, листья *Neptunia oleracea* весьма чувствительны к прикосновению, тогда как ее семядоли, повидимому, вовсе не обладают чувствительностью.

ГЛАВА III

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ КОНЧИКА КОРНЯ К ПРИКОСНОВЕНИЮ И ДРУГИМ РАЗДРАЖЕНИЯМ

Способ изгибания корешков при встрече с препятствием в почве. — *Vicia faba*, кончики корешков весьма чувствительны к прикосновению и другим раздражениям. — Влияние чрезмерно высокой температуры. — Способность различать предметы, прикрепленные с противоположных сторон. — Кончики вторичных корешков чувствительны. — Pisum, кончики корешков чувствительны. — Значение такой чувствительности для преодоления геотропизма.— Вторичные корешки. — Phaseolus, кончики корешков едва чувствительны к прикосновению, но в высшей степени чувствительны к едким веществам, а также к срезыванию с них кусочков. — Tropaeolum, Gossypium, Cucurbita, Raphanus, Aesculus, кончик нечувствителен к легкому прикосновению, весьма чувствителен к едким веществам. — Quercus, кончик в высшей степени чувствителен к прикосновению. — Способность различения. — Zea, кончик в высшей степени чувствителен, вторичные корешки. — Чувствительность корешков к влажному воздуху. — Краткий обзор главы.

Чтобы узнать, каким образом корешки проростков обходят камни, корни и другие препятствия, с которыми им постоянно приходится встречаться в почве, мы помещали прорастающие бобы (*Vicia faba*) таким образом, что кончики корешков приходили в соприкосновение почти под прямым или под бо́льшим углом с лежащими ниже стеклянными пластинками. В других случаях бобы с растущими корешками переворачивались так, что кончик корня почти вертикально опускался на гладкую, почти плоскую, широкую верхнюю поверхность семени. Нежный корневой чехлик, впервые коснувшись какой-либо прямо против него расположенной поверхности, немного сплющивался в поперечном направлении; вскоре сплющенное место становилось косым и через несколько часов полностью исчезало, причем теперь кончик был направлен к своему прежнему пути под прямым или почти прямым углом. После этого корешок как бы скользил в своем новом направлении по встреченной на пути поверхности, надавливая на нее с очень небольшою силой. Приходится считать нерешенным, в какой степени этим резким изменениям первоначального пути способствует круговая нутация кончика. На более или менее круто наклоненных стеклянных пластинках, под прямым углом к скользящим вниз вдоль них корешкам, приклеивались тонкие деревянные пластинки. Прежде чем корешки встречали расположенную на их пути деревянную пластинку, на растущем кончике некоторых из них были нарисованы продольные прямые линии; через 2 часа после того, как кончик приходил в соприкосновение с пластинками, эти линии делались заметно изогнутыми. В одном случае, когда корешок рос довольно медленно, корневой чехлик, встретивши под прямым углом шероховатую деревянную пластинку,

сначала слегка сплющился в поперечном направлении; через 2 часа 30 минут сплющение сделалось косым, а еще через 3 часа оно совершенно исчезло, и кончик был теперь направлен под прямым углом к своему прежнему пути. Затем он продолжал расти в своем новом направлении вдоль деревянной пластинки, пока не достиг ее края, у которого он изогнулся под прямым углом. Вскоре после этого, дойдя до края стеклянной пластинки, он снова изогнулся под большим углом и спустился отвесно во влажный песок.

Когда, как в приведенных выше случаях, корешки встречали препятствие под прямым углом к своему пути, растущая концевая часть их изгибалась на протяжении от 0,3 до 0,4 дюйма (8—10 мм) от верхушки. Это хорошо показывали предварительно нарисованные на корешках черные линии. Первое и наиболее очевидное объяснение искривления заключается в том, что оно происходит просто вследствие механического сопротивления росту корешка в его первоначальном направлении. Однако это объяснение не казалось нам удовлетворительным. По корешкам не было заметно, чтобы они испытывали давление, достаточное для их искривления; Сакс * показал, что растущая часть менее гибка, чем часть, расположенная непосредственно над нею и переставшая расти, так что можно было бы ожидать, что именно эта последняя уступит и изогнется, как только кончик встретит препятствие; между тем изгибалась упругая растущая часть. Более того, отклонение корешка может быть вызвано предметом, который с величайшей легкостью уступает давлению; так, мы имели случай видеть, что при встрече с полированной поверхностью чрезвычайно тонкого листа станиоля, положенного на мягкий песок, кончик корешка боба не оставил на нем никакого следа и все же изогнулся под прямым углом. Нам приходило на мысль и другое объяснение, а именно, что даже самое слабое давление может приостановить рост кончика, а в этом случае рост мог бы продолжаться только с одной стороны, и следовательно корешок принял бы прямоугольную форму. Однако при этом совершенно не находит объяснения искривление верхней части, имеющей в длину 8—10 мм.

Поэтому мы пришли к предположению, что кончик чувствителен к прикосновению и что от него влияние передается в верхнюю часть корешка, которая таким образом побуждается к изгибу в сторону от предмета, к которому прикоснулся кончик. Так как маленькая петля тонкой нити, повешенная на усик или на черешок листа лазящего растения, заставляет их изгибаться, то мы думали, что какой-либо небольшой твердый предмет, прикрепленный к кончику корешка, свободно свисающего и растущего во влажном воздухе, мог бы, не оказывая никакого механического сопротивления росту корешка, заставить его изогнуться, если бы корешок действительно обладал чувствительностью. Мы приведем полное описание деталей произведенных экспериментов, так как они дали замечательный результат. Чувствительность кончика корешка к прикосновению никогда не была предметом наблюдений, хотя, как мы позже увидим, Сакс открыл, что корешок чувствителен немного выше своего кончика и подобно усику изгибается *в направлении* к предмету, к которому он прикасается. Однако когда одна сторона кончика испытывает давление со стороны какого-либо предмета, растущая часть изгибается в сторону, *противоположную* последнему.

* «Arbeiten Bot. Inst., Würzburg», Heft III, 1873, S. 398.

Это кажется нам прекрасным приспособлением для избежания препятствий в почве и, как мы увидим, для следования по линиям наименьшего сопротивления. Многие органы, как тычинки барбариса, половинки листа Dionaea и т. д., если к ним прикоснуться, изгибаются в одном определенном направлении; многие другие органы, как, например, усики, представляющие собою либо видоизмененные листья, либо цветоножки, и некоторые стебли изгибаются в направлении к прикасающемуся к ним предмету; но, насколько мы знаем, не известно ни одного случая, когда бы орган изгибался в сторону, противоположную прикасающемуся предмету.

Чувствительность верхушки корешка Vicia faba. — После намачивания в воде в течение 24 часов обыкновенные бобы прикалывались рубчиком вниз (по способу Сакса) к внутренней стороне пробковых крышек стеклянных сосудов, до половины наполненных водою. Стенки сосудов и пробки были хорошо увлажнены и свет был исключен. Как только из бобов показывались корешки, — некоторые длиною меньше одной десятой дюйма, другие же в несколько десятых, — к коротким наклонным сторонам их конических кончиков прикреплялись небольшие картонные квадратики или прямоугольники. Таким образом, по отношению к продольным осям корешков квадратики были расположены наискось; это — совершенно необходимая предосторожность, потому что, если кусочки картона случайно сдвигались или подтягивались примененным клеющим веществом хотя бы немного выше конического кончика и принимали положение, параллельное боковой стороне корешка, последний не изгибался тем своеобразным способом, который мы здесь рассматриваем. Квадратики со сторонами около $^1/_{20}$ дюйма (т. е. около $1^1/_2$ мм) или продолговатые кусочки приблизительно той же величины оказались наиболее удобными и пригодными для наших опытов. Сначала мы пользовались обыкновенным тонким картоном, из которого, например, делаются визитные карточки, кусочками очень тонкого стекла и различными другими предметами. Но в дальнейшем применялась главным образом полировальная (песочная) бумага, так как она отличалась почти такой же крепостью, как и тонкий картон, а шероховатая поверхность ее благоприятствовала прилипанию. Сначала мы употребляли очень густую аравийскую камедь, причем в условиях наших опытов она, конечно, никогда не засыхала; наоборот, иногда казалось, что она поглощает влагу, так что кусочки картона отделялись от кончика корня слоем жидкости. Когда такого поглощения влаги не было и картон не смещался, он действовал хорошо и заставлял корешок изгибаться в противоположную сторону. Я должен сказать, что густая аравийская камедь сама по себе не производит никакого действия. В большинстве случаев кусочки картона прикреплялись чрезвычайно малым количеством раствора шеллака в винном спирте, который оставляли испаряться, пока он не становился густым. Тогда он затвердевал в несколько секунд и хорошо прикреплял кусочки картона. Когда маленькие капли шеллака помещались на кончики без картона, они превращались в небольшие твердые шарики, которые действовали подобно всякому другому твердому предмету, заставляя корешки изгибаться в противоположную сторону. Как будет описано в дальнейшем, подобное действие, хотя и в слабой степени, оказывали даже самые крошечные шарики шеллака. Однако в наших многочисленных опытах главное действие оказывал все же картон, что мы могли доказать, по-

крывая одну сторону кончика кишечной перепонкой, употребляемой золотобитами (которая сама по себе едва ли действует), и прикрепляя затем к ней при помощи шеллака кусочек картона, который таким образом совсем не приходил в соприкосновение с корешком. Несмотря на это, корешок обычным образом изгибался в сторону от прикрепленного картона.

Было поставлено несколько предварительных опытов, которые сейчас будут описаны, с целью определить подходящую температуру, а затем были произведены дальнейшие эксперименты. Следует прежде всего отметить, что для удобства манипуляций бобы всегда прикреплялись к пробковым крышкам так, чтобы тот край, из которого выступают корешок и перышко, был обращен наружу. Необходимо вспомнить, что благодаря изгибу, который мы назвали изгибом Сакса, корешки часто растут не отвесно вниз, а изгибаются, иногда даже градусов на 45, внутрь или же под свисающий боб. Поэтому, когда картонный квадратик прикреплялся к кончику спереди, вызванный им изгиб совпадал с изгибом Сакса, и от последнего его можно было отличить только благодаря тому, что он был сильнее выражен или происходил быстрее. Чтобы избежать этого источника сомнений, квадратики прикреплялись или сзади, вызывая изгиб в направлении, прямо противоположном изгибу Сакса, или чаще на правой или левой сторонах. Ради краткости мы будем говорить о кусочках картона и т. д., прикреплявшихся или спереди, или сзади, или сбоку. Так как главное искривление корешка происходит на небольшом расстоянии от кончика и так как крайние конечная и базальная части его остаются почти совсем прямыми, то степень искривления можно грубо выражать углом; и если сказано, что корешок на такой-то угол отклонился от перпендикуляра, то это значит, что кончик отклонился на столько-то градусов вверх от своего естественного направления вниз и изогнулся в сторону, противоположную той, к которой был прикреплен картон. Чтобы дать читателю ясное представление о характере движения, вызванного кусочками прикрепленного картона, мы приводим здесь точные рисунки трех обработанных таким образом прорастающих бобов, отобранных из числа нескольких экземпляров с целью показать различные степени изгиба. Мы приведем теперь детальное описание одной серии экспериментов, а затем сделаем из них выводы.

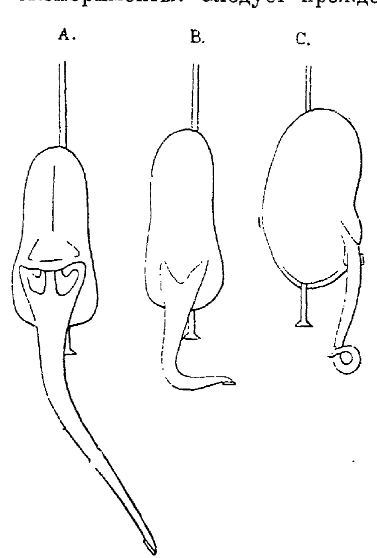


Рис. 65. *Vicia faba*

А — корешок, начинающий изгибаться от прикрепленного к нему маленького кусочка картона; В — изогнутый под прямым углом; С — изогнутый в кольцо или петлю, с кончиком, начинающим изгибаться вниз под влиянием геотропизма.

В первых 12 опытах к кончикам корешков были приклеены шеллаком небольшие квадратики или прямоугольники песочного картона, имевшие 1,8 мм

в длину и 1,5 или только 0,9 мм в ширину (т. е. 0,071 дюйма в длину и 0,059 или 0,035 дюйма в ширину). В последующих опытах небольшие квадратики измерялись только иногда, однако они были приблизительно той же величины.

(1). К молодому корешку, длиною в 4 мм, картон был приклеен сзади: через 9 часов корешок отклонился на 50° от перпендикуляра и от картона в направлении, противоположном изгибу Сакса, в плоскости, в которой боб сплющен; на следующее утро, через 23 часа после приклеивания картона, не наблюдалось никаких изменений.

(2). К корешку в 5,5 мм длиною картон был приклеен сзади; через 9 часов он отклонился в плоскости боба на 20° от перпендикуляра и от картона в направлении, противоположном изгибу Сакса; через 23 часа никаких изменений.

(3). К корешку в 11 мм длиною картон был прикреплен сзади: через 9 часов он отклонился в плоскости боба от перпендикуляра и от картона на 40° в направлении, противоположном изгибу Сакса. Кончик корешка изогнулся более, чем верхняя часть, но в той же плоскости. Через 23 часа кончик был слегка изогнут в направлении картона, но общий изгиб корешка оставался таким же.

(4). К корешку в 9 мм длиною картон был прикреплен сзади и немного сбоку: через 9 часов он отклонился в плоскости боба приблизительно только на 7—8° от перпендикуляра и картона в направлении, противоположном изгибу Сакса. Дополнительно наблюдалось слабое боковое искривление, частично направленное от картона. Через 23 часа никаких изменений.

(5). Корешок в 8 мм длиною, картон приклеен почти сбоку: через 9 часов он отклонился на 30° от перпендикуляра в плоскости боба и в направлении, противоположном изгибу Сакса; в плоскости, перпендикулярной к вышеуказанной, он также отклонился от вертикали на 20°; через 23 часа никаких изменений.

(6). Корешок в 9 мм длиною, с приклеенным спереди картоном: через 9 часов он отклонился от вертикали в плоскости боба в сторону от картона и в направлении изгиба Сакса приблизительно на 40°. Поэтому здесь мы не имеем других оснований видеть в картоне причину отклонений, за исключением того, что, насколько нам известно, корешок самопроизвольно никогда не передвигается в течение 9 часов на такой большой угол, как 40°. Через 23 часа никаких изменений.

(7). Корешок в 7 мм длиною, картон прикреплен сзади: через 9 часов концевая часть корешка отклонилась от вертикали в плоскости боба, в сторону от картона и в направлении, противоположном изгибу Сакса, на 20°. Через 22 часа 30 минут эта часть корешка выпрямилась.

(8). Корешок в 12 мм длиною, с картоном, приклеенным почти сбоку: через 9 часов он отклонился в сторону от вертикали и от картона в плоскости, перпендикулярной к плоскости боба, на 40—50°. В плоскости самого боба отклонение от вертикали и от картона в направлении, противоположном изгибу Сакса, достигало 8—9°. Через 22 часа 30 минут самый кончик слегка изогнулся в направлении к картону.

(9). Картон приклеен сбоку: через 11 часов 30 минут никакого эффекта, корешок все еще остается почти вертикальным.

(10). Картон приклеен почти сбоку: через 11 часов 30 минут корешок отклонился от вертикали и от картона, в плоскости, промежуточной между плоскостью самого боба и плоскостью к ней перпендикулярной, на 90°. Следовательно, частично корешок отклонился от плоскости изгиба Сакса.

(11). Кончик корешка защищен кишечной перепонкой, с картонным квадратиком обычных размеров, приклеенным шеллаком: через 11 часов он сильно отклонился в плоскости боба в направлении изгиба Сакса, но во много боль-

шей степени и за более короткий срок, чем это бывает при самопроизвольном движении.

(12). Кончик корешка защищен так же, как и в последнем случае: через 11 часов никакого эффекта, но через 24 часа 30 минут корешок ясно отклонился от картона. Это медленное действие, вероятно, зависело от того, что часть кишечной перепонки отогнулась и, слегка касаясь противоположной стороны кончика, раздражала его.

(13). К кончику корешка, имевшего значительную длину, был приклеен шеллаком сбоку небольшой картонный квадратик: всего через 7 часов 15 минут участок длиною в 0,4 дюйма от верхушки (измеренный вдоль средней линии) значительно изогнулся в направлении от стороны, несущей картон.

(14). Случай во всех отношениях подобный предыдущему, за исключением того, что описанным выше образом отклонился участок корешка, имевший всего 0,25 дюйма в длину.

(15). Небольшой картонный квадратик приклеен шеллаком к кончику молодого корешка: через 9 часов 15 минут он отклонился от перпендикуляра и от картона на 90°. Через 24 часа отклонение значительно уменьшилось и еще через день снизилось до 23°.

(16). Картонный квадратик приклеен шеллаком позади верхушки корешка, который, вследствие изменений своего положения в результате роста, сильно искривился; однако концевая часть была прямою и отклонилась от перпендикуляра и от картона в направлении, противоположном изгибу Сакса, приблизительно на 45°.

(17). Картонный квадратик приклеен шеллаком. Через 8 часов корешок отклонился от перпендикуляра и от картона под прямым углом. Еще через 15 часов изгиб значительно уменьшился.

(18). Картонный квадратик приклеен шеллаком: через 8 часов никакого эффекта; через 23 часа 3 минуты после приклеивания корешок сильно изогнулся в сторону от квадратика.

(19). Картонный квадратик приклеен шеллаком: через 24 часа никакого эффекта, однако корешок рос плохо и казался больным.

(20). Картонный квадратик приклеен шеллаком: через 24 часа никакого эффекта.

(21, 22). Картонные квадратики приклеены шеллаком: через 24 часа оба корешка изогнулись в сторону от перпендикуляра и от квадратиков приблизительно на 45°.

(23). Картонный квадратик приклеен шеллаком к молодому корешку: через 9 часов он слегка изогнулся в сторону от квадратика; через 24 часа кончик изогнулся в сторону квадратика. Сбоку приклеен новый квадратик: через 9 часов корешок заметно отклонился от картона, а через 24 часа изогнулся от перпендикуляра и от картона под прямым углом.

(24). Довольно большой продолговатый кусочек картона приклеен к верхушке шеллаком: через 24 часа никакого эффекта, однако оказалось, что картон не касался верхушки. Затем маленький квадратик был снова приклеен шеллаком, и через 16 часов наблюдалось слабое отклонение от перпендикуляра и от квадратика. Еще через день корешок почти выпрямился.

(25). Картонный квадратик приклеен сбоку к кончику молодого корешка: через 9 часов значительное отклонение от перпендикуляра; через 24 часа отклонение уменьшилось. После приклеивания шеллаком свежего квадратика, через 24 часа отклонение от перпендикуляра и от картона достигло приблизительно 40°.

(26). Очень маленький картонный квадратик приклеен шеллаком к кончику молодого корешка: через 9 часов отклонение от перпендикуляра и от

картона достигло величины почти прямого угла; через 24 часа отклонение сильно уменьшилось; еще через 24 часа корешок почти выпрямился.

(27). Картонный квадратик приклеен шеллаком к кончику молодого корешка: через 9 часов отклонение от картона и перпендикуляра составило прямой угол; на следующее утро корешок совершенно выпрямился. Квадратик снова приклеен шеллаком сбоку; через 9 часов небольшое отклонение от перпендикуляра и картона, которое через 24 часа возросло приблизительно до 20°.

(28). Картонный квадратик приклеен шеллаком: через 9 часов некоторое отклонение; на следующее утро картон отпал; вновь приклеен шеллаком; опять отстал и был приклеен снова, после чего в третьем опыте, через 14 часов, корешок отклонился от картона под прямым углом.

(29). Маленький картонный квадратик сначала был прикреплен к кончику густым раствором гуммиарабика. Он вызвал небольшой эффект, но вскоре отпал. Затем такой же квадратик был приклеен сбоку шеллаком: через 9 часов корешок отклонился от перпендикуляра и картона приблизительно на 45°. Еще через 36 часов угол отклонения уменьшился приблизительно до 30°.

(30). Очень маленький кусочек, менее $^1/_{20}$ квадратного дюйма, тонкого станиоля был приклеен шеллаком к кончику молодого корешка: через 24 часа никакого эффекта. Станиоль был удален, и на его место приклеен шеллаком маленький кусочек полировального картона: через 9 часов наблюдалось отклонение от перпендикуляра и картона приблизительно на прямой угол. На следующее утро отклонение от перпендикуляра уменьшилось приблизительно до 40°.

(31). К кончику приклеен осколок тонкого стекла, через 9 часов никакого действия; оказалось, однако, что стекло не касалось кончика корешка. На следующее утро к кончику корня был приклеен шеллаком картонный квадратик, и через 9 часов корешок сильно от него отклонился. Еще через два дня отклонение уменьшилось и составляло всего 35° относительно перпендикуляра.

(32). Маленький квадратик полировального картона был приклеен густым раствором гуммиарабика к кончику длинного прямого корешка, сбоку: через 9 часов корешок сильно отклонился от перпендикуляра и квадратика. Искривление распространилось на 0,22 дюйма от кончика. Еще через 3 часа конечная часть отклонилась от перпендикуляра на прямой угол. На следующее утро изогнутая часть имела в длину 0,36 дюйма.

(33). К кончику приклеен картонный квадратик: через 15 часов корень отклонился от перпендикуляра и квадратика приблизительно на 90°.

(34). К кончику приклеен маленький прямоугольник полировального картона: через 15 часов корешок отклонился от перпендикуляра и картона на 90°. В течение трех следующих дней концевая часть сильно искривилась и в конце концов свернулась в плоскую спираль.

(35). Картонный квадратик приклеен к кончику: через 9 часов последний отклонился от картона; через 24 часа после приклеивания он сильно отклонился в косом направлении, отчасти противоположном изгибу Сакса.

(36). Маленький кусочек картона, несколько меньший $^1/_{20}$ квадратного дюйма, приклеен к кончику: через 9 часов значительное отклонение от картона в направлении, противоположном изгибу Сакса; через 24 часа сильное отклонение в ту же сторону. Еще через день кончик корня изогнулся в направлении картона.

(37). Картонный квадратик, приклеенный к кончику спереди, через 8 часов 30 минут не вызвал почти никакого эффекта; сбоку прикреплен новый квадратик: через 15 часов отклонение от перпендикуляра и картона почти на 90°. Еще через 2 дня отклонение сильно уменьшилось.

(38). Картонный квадратик приклеен к кончику: через 9 часов сильное отклонение, которое через 24 часа после приклеивания усилилось приблизитель-

но до 90°. Еще через день концевая часть завилась в петлю, а на следующий день — в плоскую спираль.

(39). Маленький продолговатый кусочек картона приклеен к кончику, почти спереди, но с небольшим уклоном в одну сторону; через 9 часов легкое отклонение в направлении изгиба Сакса, но несколько наискось и в сторону от картона. На следующий день еще большее искривление в том же направлении, а еще через 2 дня образовалось кольцо.

(40). Картонный квадратик приклеен к кончику: через 9 часов последний слегка отклонился от картона; на следующее утро корешок выпрямился, а кончик перерос картон. Другой квадратик приклеен сбоку шеллаком: через 9 часов отклонение в сторону, но в то же время в направлении изгиба Сакса. Еще через 2 дня изгиб значительно увеличился в том же направлении.

(41). Маленький квадратик из станиоля приклеен гуммиарабиком к одной стороне кончика молодого и короткого корешка: через 15 часов никакого эффекта, но станиоль оказался смещенным. Небольшой картонный квадратик был затем приклеен к одной стороне кончика, который через 8 часов 40 минут слегка отклонился; через 24 часа после приклеивания отклонение от перпендикуляра и от картона достигло 90°; еще через 9 часов корешок сделался крючковатым, а кончик оказался направленным к зениту. Через 3 дня после приклеивания концевая часть корешка образовала кольцо, или круг.

(42). Маленький квадратик из толстой почтовой бумаги приклеен к кончику корешка, который через 9 часов от него отклонился. Через 24 часа после приклеивания бумажки отклонение сильно возросло и еще через 2 дня достигло 50° от перпендикуляра и от бумажки.

(43). Узенький кусочек ствола пера был приклеен шеллаком к кончику корешка. Через 9 часов никакого эффекта; через 24 часа умеренное отклонение, но затем перо перестало касаться кончика. Перо было удалено, и к кончику приклеен маленький картонный квадратик, который через 8 часов вызвал легкое отклонение. На четвертый день после первого приклеивания кончик изогнулся в сторону картона.

(44). Довольно длинный и узкий осколок чрезвычайно тонкого стекла, прикрепленный шеллаком к кончику, вызвал через 9 часов слабое отклонение, которое через 24 часа исчезло; оказалось, что осколок тогда не касался кончика. Он был дважды приклеен вновь с тем же приблизительно результатом, т. е. он вызывал легкое отклонение, которое вскоре исчезало. На четвертый день после первого приклеивания кончик изогнулся в направлении к осколку.

Эти опыты ясно показывают, что кончик корешка боба чувствителен к прикосновению и что он заставляет расположенную выше часть изгибаться в сторону от предмета, к которому прикасается корешок. Но прежде чем дать обобщение результатов, целесообразно привести здесь некоторые другие наблюдения. К кончикам корешков семи бобов, как и в предыдущих опытах, были приклеены густым гуммиарабиком кусочки очень тонкого стекла и маленькие квадратики обыкновенного картона. Шесть из них проявили ясное действие, и в двух случаях корешки загнулись и образовали замкнутые петли. Один корешок изогнулся в полукруг в течение такого короткого времени, как 6 часов 10 минут. Седьмой корешок, который вовсе не реагировал, повидимому, был больной, так как на следующий день он побурел; таким образом, и он в действительности не представлял собою исключения. Некоторые из этих опытов были сделаны ранней весною в холодную погоду в комнате, другие же — в оранжерее, но температура не отмечалась. Эти шесть замечательных случаев почти убедили нас, что кончик обладает

чувствительностью, но, конечно, мы решили поставить гораздо больше опытов. Так как мы заметили, что при повышенной температуре корешки росли значительно быстрее, и так как мы полагали, что теплота увеличит их чувствительность, то сосуды с подвешенными во влажном воздухе прорастающими бобами были помещены у камина, где в течение большей части дня они подвергались действию температуры от 69 до 72° F [20—22° C]; некоторые, правда, были помещены в теплице, где температура была еще выше. Таким образом было испытано более двух дюжин бобов; если стеклянный или картонный квадратик не действовал, его удаляли и приклеивали новый, часто по три раза к одному и тому же корешку. Всего было сделано от пяти до шести дюжин таких опытов. Однако при всех этих многочисленных опытах лишь у одного корешка наблюдалось незначительное отклонение от перпендикуляра и от прикрепленного предмета. В пяти других случаях наблюдалось очень легкое и сомнительное отклонение. Мы были поражены этим результатом и заключили, что в первые шесть опытов вкралась какая-то необъяснимая ошибка. Однако, прежде чем окончательно отказаться от этого исследования, мы решили сделать еще один опыт, ибо нам пришла мысль, что чувствительность легко изменяется под влиянием внешних условий и что корешки, растущие ранней весной в естественных условиях в почве, не подвергаются действию такой высокой температуры, как 70°F [21°C]. Поэтому корешки 12 бобов были оставлены расти при температуре между 55 и 60°F [12,7° и 15,5°C]. Результат был тот, что в каждом из этих случаев (входящих в число вышеописанных опытов) корешок в течение немногих часов отклонялся от прикрепленного предмета. Все описанные выше удачные опыты и некоторые другие, которые мы сейчас опишем, были произведены в комнате при только что указанной температуре. Поэтому можно думать, что температура около 70°F [21°C] или несколько выше нарушает чувствительность корешков или непосредственно, или косвенным образом вследствие ненормального ускорения их роста. Этот любопытный факт, вероятно, объясняет, почему Саксу, ясно указывающему, что его бобы выдерживались при высокой температуре, не удалось открыть чувствительность корневой верхушки.

Однако и другие причины влияют на эту чувствительность. В течение нескольких последних дней 1878 г. и нескольких первых дней следующего года были поставлены опыты с восемнадцатью корешками, к которым приклеивались, в одних случаях шеллаком, в других гуммиарабиком, маленькие квадратики полировального картона. Днем проростки находились в комнате при благоприятной температуре, ночью же, вероятно, слишком охлаждались, так как в это время был сильный мороз. Корешки имели здоровый вид, но росли очень медленно. В результате, из 18-ти корешков отклонились под влиянием приклеенных квадратиков только 6, да и то лишь в слабой степени и с очень малой скоростью. Таким образом, эти корешки представляли резкий контраст с 44 описанными выше. 6 и 7 марта, когда температура комнаты колебалась между 53 и 59°F (11,6—15°C), аналогичные опыты были поставлены с одиннадцатью прорастающими бобами, и тогда каждый из корешков изогнулся в сторону от квадратика, хотя один из них дал только очень слабый изгиб. Некоторые садовники полагают, что определенные виды семян плохо прорастают зимою, даже если их держать при благоприятной температуре. Если для прорастания бобов действительно существует определенный период, то слабая чувствительность описанных выше корешков могла быть обусловлена тем, что опыт был поставлен

среди зимы, а не просто слишком низкой ночной температурой. Наконец, аналогичный опыт был произведен с корешками четырех бобов, которые по какой-то внутренней причине проросли позже, чем все другие из той же партии, и, несмотря на здоровый вид, обнаруживали медленный рост. Все они, даже спустя 24 часа, едва заметно отклонились от прикрепленных квадратиков. Поэтому мы можем предположить, что какая-то причина, уменьшающая или увеличивающая скорость роста корешков по сравнению с нормальной, ослабляет или совсем уничтожает чувствительность их кончиков к прикосновению. Особенного внимания заслуживает то обстоятельство, что когда прикрепленные предметы не действовали, то не наблюдалось никаких изгибов, за исключением изгиба Сакса. Доказательность наших опытов была бы значительно ослаблена, если бы корешки иногда, хоть и не часто, изгибались в каком-либо ином направлении, независимо от приклеенных предметов. Правда, в приведенном выше перечне 44 опытов можно заметить, что иногда, по истечении значительного промежутка времени, вершина кончика резко изгибалась в сторону кусочка картона; однако, как сейчас будет выяснено, это явление совершенно особого порядка.

Краткий обзор результатов предыдущих опытов с корешками Vicia faba. — Очень маленькие квадратики (около $^1/_{20}$ дюйма), обыкновенно из полировальной [наждачной] бумаги, по плотности равной тонкому картону (от 0,15 до 0,20 мм в толщину), иногда же из обыкновенного картона, или небольшие кусочки очень тонкого стекла и т. д. в различное время приклеивались к одной стороне конических кончиков 55 корешков. Сюда включены и 11 последних опытов, но не включены первые, предварительные. Квадратики и т. д. большей частью приклеивались шеллаком, и лишь в 19 случаях густым гуммиарабиком. Когда применялся последний, то, как упомянуто выше, иногда оказывалось, что квадратики были отделены от кончика корня слоем густой жидкости, так что не было контакта, а следовательно и изгиба корешка; эти немногочисленные случаи не принимались в расчет. Но каждый раз, когда применялся шеллак, результат учитывался, если только квадратик не отпадал слишком быстро. В нескольких случаях, когда квадратики смещались в такой степени, что принимали положение, параллельное корешку, или отделялись от кончика жидкостью, или же быстро отпадали, приклеивались новые квадратики, и эти случаи (описанные в перенумерованных параграфах) включены сюда. Из 55 корешков, над которыми наблюдения производились при благоприятной температуре, 52 отклонились, в большинстве случаев значительно, от перпендикуляра и в сторону, противоположную той, к которой был приклеен предмет. Из трех неудачных опытов один можно объяснить тем, что на следующий день корешок оказался больным, над вторым же корешком наблюдения производились только в течение 11 часов 30 минут. Так как в нескольких случаях концевая растущая часть корешка некоторое время продолжала изгибаться в сторону от прикрепленного предмета, то она принимала форму крючка с кончиком, направленным к зениту, или даже форму кольца, а иногда спирали. Замечательно, что эти последние случаи чаще наблюдались тогда, когда предметы были приклеены густым гуммиарабиком, который все время оставался жидким, чем при применении шеллака. Искривление часто становилось хорошо заметным через 7—11 часов, а в одном случае изгиб в форме полукруга образовался через 6 часов 10 минут после приклеивания. Но чтобы наблюдать явление так же отчетливо, как в описанных выше случаях,

необходимо, чтобы кусочки картона и т. д. тесно прилегали к одной стороне конического кончика; необходимо также выбирать здоровые корешки и не держать их при слишком высокой или слишком низкой температуре; кроме того, не следует, повидимому, производить опыты в середине зимы.

В десяти случаях корешки, которые изогнулись в сторону от картонного квадратика или от других прикрепленных к их кончикам предметов, выпрямились до известной степени или даже полностью в течение одного-двух дней после приклеивания. Это происходило чаще, когда изгиб был незначителен. Однако в одном случае (№ 27) корешок, который за 9 часов отклонился от перпендикуляра приблизительно на 90°, совершенно выпрямился через 24 часа после прикрепления [картона]. У № 26 корешок стал почти прямым через 48 часов. Сначала мы объясняли процесс выпрямления тем, что корешки привыкают к легкому раздражению, точно так же, как усик или чувствительный черешок привыкают к весьма легкой нитяной петельке и перестают изгибаться, хотя нить еще продолжает висеть; однако Сакс указывает, * что помещенные горизонтально во влажном воздухе корешки боба, изогнувшись вниз вследствие геотропизма, затем немного выпрямляются благодаря росту вдоль их нижних, или вогнутых, сторон. Почему это происходит, — неясно; однако возможно, что то же самое имело место и в десяти описанных выше случаях. Иногда наблюдается и другое движение, которое нельзя обойти молчанием: кончик корешка длиною от 2 до 3 мм в шести случаях, по истечении приблизительно 24 или более часов, изгибался по направлению к кусочку приклеенного картона, т. е. в сторону, прямо противоположную первоначальному изгибу всей растущей части от 7 до 8 мм длиною. Это происходило главным образом тогда, когда первый изгиб был незначителен и когда предмет прикреплялся к кончику одного и того же корешка более, чем один раз. Прикрепление кусочка картона шеллаком к одной стороне нежного кончика может иногда механически помешать его росту; кроме того, нанесение густого гуммиарабика более чем один раз на одну и ту же сторону корневой верхушки может повредить ее; задержка в росте этой стороны и продолжающийся рост противоположной, нетронутой стороны могут послужить объяснением обратного изгиба кончика.

Различные опыты были произведены с целью установить, по мере возможности, природу и степень раздражения, которому должен подвергнуться кончик для того, чтобы изогнуться в сторону, как бы для избежания причины раздражения. В перечисленных опытах мы видели, что маленький квадратик довольно толстой почтовой бумаги, приклеенный к кончику, вызывал, хотя и медленно, значительное отклонение. Судя по нескольким случаям, в которых различные предметы прикреплялись гуммиарабиком и вскоре отделялись от кончика слоем жидкости, а также по нескольким опытам, в которых применялись одни только капли густого гуммиарабика, эта жидкость никогда не вызывает изгибов. Мы видели также в перечисленных опытах, что узкие кусочки ствола пера или очень тонкого стекла, приклеенные шеллаком, вызывали лишь слабое отклонение, которое, быть может, следовало приписать действию самого шеллака. Маленькие квадратики чрезвычайно тонкой кишечной пленки, применяемой золотобитами, были увлажнены и в таком виде приложены к кончикам двух корешков с одной стороны;

* «Arbeiten Bot. Inst., Würzburg», Heft III, S. 456.

один из них в течение 24 часов не вызвал никакого эффекта; то же самое наблюдалось у другого спустя 8 часов — промежуток времени, в течение которого картонные квадратики обыкновенно уже проявляют свое действие; но через 24 часа можно было заметить слабое отклонение.

Овальная бусинка, или скорее лепешка, сухого шеллака, 1,01 мм в длину и 0,63 мм в ширину, заставила корешок отклониться под почти прямым углом уже через 6 часов; но через 23 часа он снова почти выпрямился. Очень малое количество растворенного шеллака было нанесено на кусочки картона, приложенные затем сбоку к кончикам 9 корешков; только два из них слегка изогнулись в сторону, противоположную той, на которой находилось сухое шеллаковое пятнышко, но вскоре и они выпрямились. Эти два пятнышка были очищены, и оказалось, что оба они вместе весили меньше $^1/_{100}$ грана; таким образом, тяжесть менее $^1/_{200}$ грана (0,32 мг) была достаточна, чтобы вызвать движение двух корешков из девяти. Здесь мы, повидимому, достигли минимального веса, способного еще оказывать действие.

Щетинка умеренной толщины (при измерении оказавшаяся немного сплющенной: длина одного диаметра 0,33 мм, другого 0,20 мм) была порезана на кусочки длиною около $^1/_{20}$ дюйма, которые были смочены густым гуммиарабиком, и помещены на кончики одиннадцати корешков. Из них три обнаружили реакцию: один за 8 часов 15 минут отклонился от перпендикуляра приблизительно на 90°; другой, при наблюдении через 9 часов, был найден отклонившимся на такой же угол, но через 24 часа после первого приклеивания отклонение уменьшилось до 19°; третий через 9 часов отклонился лишь слегка, причем оказалось, что кусочек щетинки не прикасался к кончику; он был насажен вновь, и еще через 15 часов отклонение от перпендикуляра достигло 26°. Остальные восемь корешков вовсе не реагировали на действие кусочков щетинки, так что здесь мы, повидимому, почти достигли минимальной величины предмета, которая еще способна оказать влияние на корешок боба. Замечательно, однако, что когда кусочки щетинки оказывали действие, то оно наступало так быстро и сильно.

Так как кончик корешка, проникая в почву, должен испытывать давление со всех сторон, то мы хотели узнать, может ли он различать тела твердые или оказывающие большее сопротивление от более мягких. Квадратик полировальной бумаги, почти такой же твердости, как картон, и квадратик чрезвычайно тонкой бумаги (слишком тонкой, чтобы на ней писать) точно одной и той же величины (около $^1/_{20}$ дюйма) были приклеены шеллаком на противоположных сторонах кончиков 12 свисающих корешков. Полировальный картон имел в толщину от 0,15 до 0,20 мм (или от 0,0059 до 0,0079 дюйма), а тонкая бумага только 0,045 мм (или 0,00176 дюйма). В 8 случаях из 12 не могло быть сомнения в том, что корешок отклонился от картона в противоположную сторону, где находилась очень тонкая бумажка. В некоторых случаях это происходило через 9 часов, в других же не раньше, чем через 24 часа. Кроме того, некоторые из четырех неудачных опытов едва ли можно рассматривать, как действительные неудачи, а именно, в одном из них, в котором корешок оставался совершенно прямым, когда оба квадратика были удалены с кончика, оказалось, что квадратик из тонкой бумаги был покрыт таким толстым слоем шеллака, что почти достиг твердости картона; во втором случае корешок был изогнут вверх полукругом, однако отклонение произошло не прямо от стороны, несущей картон, и это объяснялось тем, что оба квадратика склеились сбоку в одно це-

лое, образуя род твердой вилки, от которой корешок и отклонялся; в третьем случае картонный квадратик был по ошибке прикреплен спереди, и хотя отклонение от него наблюдалось, оно могло быть обусловлено изгибом Сакса; только в одном, четвертом, случае нельзя было указать причину, по которой кончик вовсе не отклонился. Этих опытов достаточно, чтобы доказать, что кончик корешка обладает необычайной способностью отличать тонкий картон от очень тонкой бумаги и отклоняется от той стороны, на которую надавливает более сопротивляющееся или более твердое тело.

Затем было произведено несколько опытов с целью вызвать раздражение кончиков, не оставляя в контакте с ними никакого предмета. У девяти корешков, свисавших над водою, мы шесть раз терли кончики иглой с силою, достаточною, чтобы вызвать сотрясение всего боба. Температура была благоприятная, а именно около 63° F [17° C]. Однако в семи из этих случаев не получилось никакого действия. В восьмом случае корешок слегка отклонился от подвергавшейся трению стороны, а в девятом — в противоположном направлении; впрочем, эти два противоположно направленные изгиба были, вероятно, случайными, так как корешки не всегда растут совершенно прямо вниз. Кончики двух других корешков таким же образом подвергались трению при помощи небольшого круглого прутика в течение 15 секунд, двух следующих — в течение 30 секунд и еще двух — в течение 1 минуты, но все без какого-либо результата. Из этих 15 опытов мы можем, следовательно, заключить, что корешки нечувствительны к временному прикосновению, реагируя только на продолжительное, хотя и очень легкое давление.

После этого мы исследовали, как влияет срезывание очень тонкой пластинки, параллельной к одной из наклонных сторон кончика, ибо мы полагали, что рана должна причинить продолжительное раздражение, способное вызвать изгиб в противоположную сторону, как в случае прикрепленного предмета. Было поставлено два предварительных опыта: в первом пластинки срезались со свисающих во влажном воздухе корешков 6 бобов при помощи ножниц, хотя и достаточно острых, но все же вызывавших, вероятно, значительное раздавливание, и в результате никакого изгиба не последовало. Во втором опыте тонкие пластинки были срезаны наискось бритвой с кончиков трех таким же образом свисавших корешков; через 44 часа было замечено, что два из них ясно изогнулись в сторону от поверхности среза; третий же, весь кончик которого случайно оказался срезанным наискось, загнулся вверх над бобом, однако не было ясно установлено, был ли изгиб первоначально направлен в сторону от срезанной поверхности. Эти результаты побудили нас продолжить опыт, и у 18 корешков, которые росли во влажном воздухе вертикально вниз, была срезана бритвою одна сторона их конических кончиков. Корешки были размещены таким образом, что их кончики были погружены в воду, находившуюся в сосудах, при температуре 14—16° C (57—61° F). Наблюдения производились в различное время. Три корешка были исследованы через 12 часов после операции, и все оказались слегка изогнутыми в сторону от надрезанной поверхности; еще через 12 часов изгиб значительно усилился. Восемь корешков исследовались через 19 часов, четыре через 22 часа 30 минут и три через 25 часов. В конечном результате оказалось, что из 18 испытанных таким образом корешков 13 ясно изогнулись в сторону от надрезанной поверхности по истечении указанных выше промежутков времени, а один — спустя еще 13 часов 30 минут. Таким образом, только 4 из 18

корешков совсем не реагировали. К этим 18 случаям следует добавить три упомянутых выше. Таким образом, можно сделать вывод, что тонкий срез, удаляемый бритвою с одной стороны конического кончика корешка, является причиной раздражения, подобного раздражению от прикрепленного предмета, и вызывает изгиб в сторону, противоположную поврежденной поверхности.

Наконец, для раздражения одной стороны кончика было применено прижигание сухим азотнокислым серебром (ляписом). Если одна сторона кончика или всей растущей верхушки корешка каким-либо способом убита или сильно повреждена, то другая сторона продолжает расти; это заставляет орган изгибаться в направлении к поврежденной стороне.* Однако в дальнейших опытах мы старались, и обычно с успехом, раздражать кончики с одной стороны, не повреждая их сильно. Мы достигали этого, обсушивая сначала кончик, насколько возможно, пропускной бумагой, причем он, однако, всегда оставался несколько влажным, и затем прижигая его совершено сухим ляписом. Таким образом мы поступили с семнадцатью корешками, которые были затем подвешены во влажном воздухе над водою при температуре 58° F. Они подвергались осмотру через 21 или 24 часа. Кончики двух из них оказались кругом равномерно почерневшими; поэтому они ничего не могли дать и были выброшены, 15 же были оставлены. Из них 10 изогнулись в сторону, противоположную той, которая подверглась прижиганию и на которой была крошечная бурая или черноватая метка. Пять из этих корешков, из них три уже с небольшими изгибами, были помещены таким образом, что они могли врастать кончиками в воду, находившуюся в сосуде; еще через 27 часов (т. е. через 48 часов после применения ляписа) корешки были вновь исследованы, причем оказалось, что четыре из них, отклонившись от побуревшей стороны, приняли форму крючка, кончик которого был направлен к зениту; пятый не реагировал и остался прямым. Таким образом, из 15 корешков реагировали на прижигание 11. Но у четырех, только что упомянутых, изгиб был настолько ясный, что их одних было бы достаточно, чтобы показать, что корешки боба изгибаются в направлении, противоположном той стороне кончика, которая слегка раздражена прижиганием.

Действие раздражителя на кончик корешка боба в сравнении с действием геотропизма. — Мы знаем, что если к одной стороне кончика вертикально свисающего корешка приклеен маленький картонный квадратик или другой предмет, то растущая часть изгибается в сторону от него, часто полукругом, против действия геотропизма, сила которого побеждается раздражением, производимым прикрепленным предметом. Поэтому корешки были помещены горизонтально во влажном воздухе и при низкой температуре, необходимой для возбуждения их полной чувствительности. Затем к *нижней* стороне их кончиков были приклеены шеллаком картонные квадратики, под влиянием которых растущая верхушка должна была изогнуться вверх. Во-первых, во-

* Цесельский нашел, что после прижигания одной стороны корешка раскаленной платиной это действительно имеет место («Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel», 1871, S. 28). Мы нашли то же самое, смазывая в продольном направлении половину всей длины 7 корешков, свисавших над водою, толстым слоем сала, которое оказывает очень вредное или даже фатальное действие на растущие части: через 48 часов пять из этих корешков изогнулись в направлении к смазанной стороне, два же остались прямыми.

семь бобов были помещены таким образом, что их короткие молодые горизонтально расположенные корешки должны были одновременно подвергаться действию и геотропизма, и изгиба Сакса, если бы последний проявил себя. Через 20 часов все восемь изогнулись к центру земли, за исключением одного, который реагировал незначительно. Два из них слегка изогнулись уже через 5 часов! Таким образом, квадратики, приклеенные к нижней стороне корневых кончиков, повидимому, не подействовали, и геотропизм легко превозмог влияние произведенного ими раздражения. Во-вторых, 5 более старых корешков, в $1^1/_2$ дюйма длиною, и поэтому менее чувствительных, чем упомянутые выше молодые, были помещены и обработаны таким же образом. По данным, полученным во многих других случаях, можно было с уверенностью ожидать, что если бы они были укреплены вертикально, то изогнулись бы в сторону от квадратиков. С другой стороны, если бы они были расположены горизонтально без приклеенных к ним квадратиков, то под влиянием геотропизма они быстро изогнулись бы вертикально вниз. Но в результате оказалось, что через 23 часа двое из этих корешков оставались еще горизонтальными, два были лишь слегка изогнуты, а пятый изогнулся приблизительно на 40° ниже горизонта. В-третьих, 5 бобов были укреплены так, что их плоские поверхности были расположены параллельно пробковой крышке, и следовательно изгиб Сакса не мог заставить горизонтально вытянутые корешки изогнуться вверх или вниз; к нижним сторонам их кончиков были приклеены, как и раньше, маленькие картонные квадратики. В результате оказалось, что уже через 8 часов 20 минут все пять корешков изогнулись вниз, т. е. к центру земли. Одновременно в те же сосуды были вертикально помещены 3 корешка такого же возраста с квадратиками, приклеенными с одной стороны. Через 8 часов 20 минут они значительно отклонились от квадратиков и поэтому изогнулись вверх, против действия геотропизма. В этих последних случаях раздражение со стороны квадратиков пересилило геотропизм. Между тем, в предыдущих случаях, когда корешки были расположены горизонтально, геотропизм пересилил раздражение. Таким образом, внутри одних и тех же сосудов одни корешки изгибались вверх, а другие в то же самое время вниз, причем эти противоположные движения зависели от того, свисали ли корешки, когда к ним приклеивались квадратики, вертикально вниз или же они были расположены горизонтально. Это различие в их поведении кажется сначала необъяснимым, однако, по нашему мнению, его можно просто объяснить различием в первоначальном действии этих двух сил в указанных выше обстоятельствах в соединении с хорошо известным принципом последействия раздражителя. Когда молодой и чувствительный корешок расположен горизонтально и к нижней стороне его кончика приклеен квадратик, то геотропизм действует на корень под прямым углом и, как мы видели, является тогда значительно более эффективным, чем раздражение со стороны квадратика; кроме того, влияние геотропизма в каждый последующий период будет усиливаться его предыдущим действием, т. е. его последействием. С другой стороны, когда квадратик приклеен к вертикально свисающему корешку и кончик начинает изгибаться вверх, то этому движению будет оказывать сопротивление геотропизм, действующий под весьма острым углом, раздражение же со стороны картона будет усиливаться его предыдущим действием. Отсюда мы можем заключить, что первоначальное действие раздражителя на кончик корешка боба слабее, чем действие геотро-

пизма, направленное под прямым углом, но сильнее геотропизма, когда последний действует на корешок под острым углом.

Чувствительность кончиков вторичных корешков боба к прикосновению. — Все предыдущие наблюдения относятся к главному или первичному корешку. Несколько бобов, подвешенных к пробковым крышкам, с корешками, погруженными в воду, развивали вторичные или боковые корешки, которые затем были помещены в очень влажную атмосферу при низкой температуре, благоприятствующей полному проявлению чувствительности. Они росли, как обычно, почти горизонтально, только с легким наклоном вниз, и сохраняли это положение в течение нескольких дней. Сакс показал,* что эти вторичные корешки обнаруживают своеобразную геотропическую реакцию, а именно, будучи перемещены, вновь принимают свое прежнее субгоризонтальное положение, а не изгибаются вертикально вниз, как первичный корешок. Крошечные квадратики плотной полировальной бумаги были прикреплены при помощи шеллака (а в некоторых случаях густым гуммиарабиком) к кончикам 39 вторичных корешков различных возрастов, обыкновенно расположенных наиболее высоко. Большинство квадратиков были прикреплены к нижним сторонам кончиков, так что под их влиянием корешок должен был изогнуться вверх. Однако некоторые были укреплены сбоку, и небольшое число — на верхней стороне. Вследствие чрезвычайной тонкости этих корешков было очень трудно прикрепить квадратик к самому кончику. По этой ли, или по какой другой причине, только девять квадратиков вызвали изгиб в той или иной степени. В некоторых случаях изгиб достигал приблизительно 45° выше горизонта, в других 90°, и тогда кончик был направлен к зениту. В одном случае отчетливый изгиб вверх наблюдался через 8 часов 15 минут, но обычно не раньше, чем через 24 часа. Хотя из 39 корешков реагировали только 9, все же у некоторых из них изгиб был настолько отчетлив, что не могло быть сомнения относительно чувствительности корешка к легкому прикосновению и способности растущей части изгибаться в сторону от предмета, который к нему прикасается. Возможно, что некоторые вторичные корешки более чувствительны, чем другие, ибо Сакс указал ** на тот интересный факт, что каждый отдельный вторичный корешок отличается особыми характерными только для него свойствами.

Чувствительность к прикосновению первичного корешка, немного выше кончика, у боба (Vicia faba) и гороха (Pisum sativum). — Чувствительность кончика корешка в ранее описанных случаях и обусловленный ею изгиб верхней части в сторону от прикасающегося предмета или иного источника раздражения тем более замечательны, что, как показал Сакс,*** давление, производимое на расстоянии нескольких миллиметров выше кончика, заставляет корешок, подобно усику, изгибаться в направлении к прикасающемуся к нему предмету. Мы наблюдали этот тип изгиба, укрепляя булавки таким образом, что они оказывали давление на корешки бобов, вертикально свисающие во влажной атмосфере. Однако, если тереть орган палочкой или иголкой в течение нескольких минут, то не получается никакого действия. Габерландт **** замечает, что, пробиваясь через семенные покровы, эти

* «Arbeiten Bot. Inst., Würzburg», Heft IV, 1874, S. 605—617.

** Ibid., Heft IV, 1874, S. 620.

*** Ibid., Heft. III, 1873, S. 437.

**** «Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanze», 1877, S. 25.

корешки часто трутся и давят на разорванные края, и вследствие этого огибают их. Так как маленькие картонные квадратики, приклеенные к кончику шеллаком, оказались весьма действительным средством, чтобы заставить корешки изгибаться в противоположную сторону, то такие кусочки (около $^1/_{20}$ квадр. дюйма или даже менее) приклеивались тем же способом к одной стороне корешка на расстоянии 3 или 4 мм от верхушки. Наш первый опыт с 15 корешками не дал никакого результата. Во втором опыте, с тем же количеством проростков, три корня резко изогнулись (но лишь один в сильной степени) по направлению к картону в течение 24 часов. Из этих наблюдений мы можем сделать вывод, что давление кусочка картона, приклеенного шеллаком к одной стороне корня выше кончика, едва ли вызывает достаточное раздражение. Однако иногда оно заставляет корешок изогнуться в эту сторону, подобно усику.

Вслед затем мы исследовали на нескольких корешках, какое влияние оказывает на них натирание ляписом в течение нескольких секунд, на расстоянии 4 мм от верхушки. Хотя корешки были вытерты досуха и палочка ляписа также была суха, все же натертая часть оказалась сильно поврежденной и на ней осталось небольшое, не исчезающее углубление. В таких случаях противоположная сторона продолжает расти, и корешок по необходимости изгибается к поврежденной стороне. Но когда сухим ляписом быстро прикасались к точке, удаленной от кончика корня на 4 мм, то в этом месте лишь слегка изменялся цвет, но никакого постоянного повреждения не было. На это указывало то обстоятельство, что несколько обработанных таким образом корешков через день или два выпрямились; все же сначала они изгибались *к* затронутой стороне, как если бы здесь они подвергались легкому постоянному надавливанию. Эти случаи заслуживают внимания, ибо когда ляписом прикасались к одной стороне кончика, корешок, как мы видели, изгибался в противоположном направлении, т. е. *от* затронутой стороны.

Корешок обыкновенного гороха в точке, расположенной немного выше кончика, значительно более чувствителен к длительному давлению, чем корешок боба, и изгибается в сторону, на которую производится давление.* Мы производили опыты над одной разновидностью (*Йоркширский Герой*), которая имеет сильно сморщенную жесткую кожуру, слишком просторную для заключенных в ней семядолей; поэтому из 30 горошин, которые намачивались в течение 24 часов и были оставлены для прорастания на влажном песке, у трех корешки оказались неспособными выбраться из кожуры и причудливым образом изогнулись внутри ее; четыре других корешка резко изогнулись около краев разорванной кожуры, на которую они надавливали. Такие отклонения от нормы, вероятно, очень редки или даже совсем не встречаются у форм, развившихся в естественных условиях и подвергавшихся естественному отбору. Один из четырех только что упомянутых корешков, загибаясь назад, пришел в соприкосновение с булавкой, которою горошина была прикреплена к пробковой крышке. Тогда он изогнулся под прямым углом около булавки, в направлении, совершенно отличном от направления первого изгиба, обусловленного соприкосновением с разорванной кожурой. Таким образом, здесь мы имеем хорошую иллюстрацию к той мысли, что чувствительность корешка немного выше его кончика аналогична чувствительности усиков.

* Sachs, «Arbeiten Bot. Instituts, Würzburg», Heft III, S. 438.

Затем мы приклеивали маленькие квадратики картонной бумаги к корешкам гороха на 4 мм выше их кончиков точно так же, как у боба. Это было сделано в различных опытах с двадцатью восемью корешками, подвешенными вертикально над водою, и 13 из них изогнулись в сторону квадратиков. Наибольшее отклонение от перпендикуляра достигало 62°; однако такой большой угол образовался только один раз. В одном случае легкий изгиб обнаружился через 5 часов 45 минут, обыкновенно же он становился хорошо выраженным через 14 часов. Таким образом, не может быть сомнения в том, что у гороха раздражение, вызванное кусочком картона, прикрепленным к одной стороне корешка выше кончика, достаточно, чтобы вызвать изгиб.

Картонные квадратики были прикреплены с одной стороны к кончикам 11 корешков, находившихся внутри тех самых сосудов, в которых производились предыдущие опыты; из них пять изогнулись ясно, а один слегка, в сторону, противоположную квадратикам. Сейчас будут описаны другие аналогичные случаи. Этот факт упоминается здесь потому, что он представляет собою замечательное явление, указывающее на различную чувствительность в различных частях корешка. Интересно было наблюдать в одном и том же сосуде ряд корешков, изогнутых в сторону, противоположную квадратикам на их кончиках, и другой ряд таких же корешков, изогнутых в направлении к квадратикам, приклеенным немного выше. Кроме того, вид изгиба в этих двух случаях неодинаков. Квадратики, прикрепленные выше кончика, заставляют корешок образовать резкий изгиб, так что части, расположенные выше и ниже, остаются более или менее прямыми. Таким образом, здесь раздражение мало или вовсе не передается. С другой стороны, квадратики, прикрепленные к кончику, действуют на корешок на протяжении около 4 и даже 8 мм, вызывая в большинстве случаев равномерный изгиб, так что здесь влияние раздражения передается на некоторое расстояние от кончика вдоль корешка.

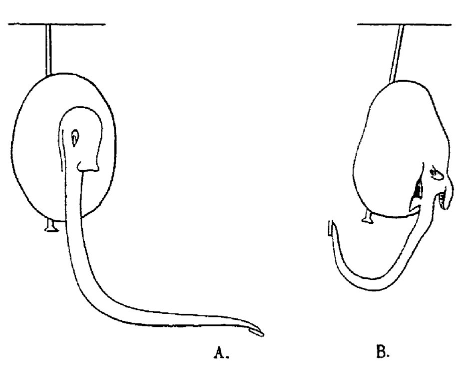


Рис. 66. *Pisum sativum*

Отклонение, вызванное в течение 24 часов в росте вертикально свисающих корешков небольшими квадратиками картона, прикрепленными шеллаком к одной стороне кончика: A — изгиб под прямым углом; B — изгиб в форме крючка.

Pisum sativum (var. *Йоркширский Герой*): *чувствительность кончика корешка.* — Маленькие квадратики той же самой картонной бумаги были приклеены (24 апреля) шеллаком с одной стороны к кончикам 10 вертикально подвешенных корешков. Температура воды на дне сосудов была 60—61°F [$15^1/_2$—16°C]. Большинство этих корешков реагировали через 8 часов 30 минут, восемь из них заметно, а остальные два — слегка отклонились в течение 24 часов от перпендикуляра и от стороны, несущей приклеенные квадратики. Таким образом, реагировали все; достаточно, однако, описать два случая ясных изгибов. В одном из них конечный участок корешка изогнулся под прямым углом (A, рис. 66) через 24 часа, в другом же (B) за это время он принял форму

крючка с кончиком, направленным к зениту. Оба примененные здесь кусочка картона имели в длину 0,07 дюйма и в ширину 0,04 дюйма. Два других корешка, умеренно отклонившихся в течение 8 часов 30 минут, через 24 часа снова выпрямились. Другой опыт был произведен таким же образом с 15 корешками, но по обстоятельствам, которые не стоит здесь объяснять, они всего один раз подверглись краткому осмотру, спустя короткий промежуток времени в 5 часов 30 минут, и в наших протоколах мы отметили только, что «почти все слегка изогнуты от перпендикуляра в сторону, противоположную квадратикам; в одном или двух случаях отклонение достигает почти прямого угла». Эти две серии опытов, особенно первая, доказывают, что корневая верхушка чувствительна к легкому прикосновению и что верхняя часть корня отклоняется от предмета, который прикасается к его кончику. Тем не менее, 1 и 4 июня были испытаны таким же образом, при температуре 58—60°F, 8 других корешков, и через 24 часа только 1 из них резко отклонился от квадратика, 4 слегка, 2 сомнительно, 1 же не отклонился вовсе. Величина изгиба была чрезвычайно мала, но все корешки, которые вообще изогнулись, были изогнуты в сторону от квадратиков.

Затем мы испытывали действие различных температур на чувствительность этих корешков, к кончикам которых были приклеены картонные квадратики. Сначала 13 горошин, большинство которых имело очень короткие и молодые корешки, были помещены в холодильник, в котором в течение трех дней температура поднималась от 44 до 47°F, [6½—8½° C]. Корешки росли медленно, но в течение трех дней 10 из 13 слегка изогнулись в сторону от квадратиков. Остальные три не реагировали, так что эта температура оказалась слишком низкой для проявления более высокой чувствительности или для интенсивных движений. После этого сосуды с 13 другими корешками были поставлены на камин, где они подвергались действию температуры от 68 до 72° F [20—22° C]. Через 24 часа 4 корешка ясно изогнулись в сторону от квадратиков, 2 слегка, а 7 не отклонились вовсе. Таким образом, эта температура оказалась слишком высокой. Наконец, 12 корешков были подвергнуты действию температуры от 72 до 85° F [22 и 29½° C], и ни один из них ни в малейшей мере не реагировал на прикосновение квадратиков. Предыдущие несколько опытов, особенно первый, указывают, что температура, наиболее благоприятная для чувствительности корешка гороха, лежит около 60°F [15⅓° C].

К кончикам 6 вертикально свисающих корешков один раз прикоснулись сухим ляписом, по способу, описанному для *Vicia faba*. Через 24 часа четыре корешка отклонились в сторону, противоположную той, где находилось крошечное черное пятнышко. В одном случае изгиб возрастал в течение 38 часов, а в другом в течение 48 часов, пока конечная часть не сделалась почти горизонтальной. Остальные два корешка не реагировали.

У корешков боба, находившихся во влажной атмосфере *в горизонтальном положении*, геотропизм всегда преодолевал влияние раздражения, вызванного картонными квадратиками, приклеенными к их кончикам с нижней стороны. Аналогичный опыт был произведен с 13 корешками гороха. Квадратики были приклеены шеллаком, температура 58—60° F [14½—15½° C]. Результат получился несколько иной, потому что эти корешки или слабее реагируют на действие геотропизма, или, что более вероятно, обладают большей чувствительностью к прикосновению. Через некоторое время геотропизм всегда одерживал

верх, но действие его часто было замедлено. В трех случаях можно было наблюдать в высшей степени интересную борьбу между геотропизмом и раздражением, вызванным квадратиками. Четыре корешка из 13 в течение 6 или 8 часов, всегда считая с момента приклеивания квадратиков, немного изогнулись вниз, а через 23 часа три из них были направлены вертикально вниз, четвертый же находился ниже горизонта под углом в 45°. Таким образом, эти четыре корешка, повидимому, вовсе не испытывали влияния прикрепленных квадратиков. Четверо других в течение первых 6 или 8 часов не обнаруживали действия геотропизма, однако через 23 часа сильно изогнулись вниз. Еще два корешка в течение 23 часов оставались почти горизонтальными, но позже обнаружили геотропическую реакцию. Таким образом, в этих последних шести случаях действие геотропизма было сильно замедлено. Одиннадцатый корешок через 8 часов слегка изогнулся вниз, но при повторном наблюдении через 23 часа конечная часть оказалась изогнутой вверх. Если бы наблюдения продолжались дольше, кончик, несомненно, снова изогнулся бы вниз, и образовал бы петлю, как в случае, описанном дальше. Двенадцатый корешок через 6 часов был слегка изогнут вниз, но при повторном наблюдении через 21 час оказалось, что этот изгиб исчез, и кончик был направлен вверх. Через 30 часов корешок образовал крючок, как показано в А (рис. 67), а через 45 часов этот крючок превратился в петлю (В). Тринадцатый корешок через 6 часов слегка изогнулся вниз, но в течение 21 часа образовал значительный изгиб вверх, а затем снова вниз под углом в 45° ниже горизонта; позже он изогнулся под прямым углом. В трех последних случаях геотропизм и раздражение, вызванное приклеенными квадратиками, замечательным образом попеременно брали верх один над другим, пока в конце концов геотропизм не вышел победителем.

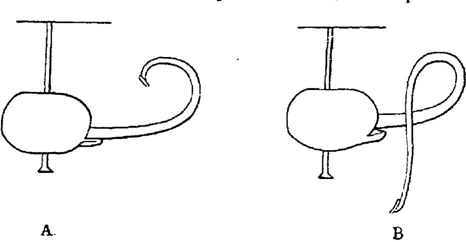


Рис. 67. *Pisum sativum*

Корешок, расположенный горизонтально во влажном воздухе с небольшим картонным квадратиком, прикрепленным к нижней стороне его кончика и заставившим его изогнуться вверх, против действия геотропизма. Отклонение корешка через 21 час показано в А; в В — тот же самый корешок, образовавший через 45 часов петлю.

Подобные опыты не всегда были так удачны, как в приведенных выше случаях. Так, 8 июня при благоприятной температуре производились наблюдения над 6 корешками, находившимися в горизонтальном положении с приклеенными к ним квадратиками, и через 7 часов 30 минут ни один из них ничуть не изогнулся вверх и ни один не обнаружил явственного геотропического изгиба; между тем, из 6 корешков без приклеенных квадратиков, служивших образцами для сравнения или контроля, 3 слегка и 3 почти под прямым углом изогнулись геотропически в течение 7 часов 30 минут. Однако через 23 часа в обеих сериях наблюдались одинаковые геотропические изгибы. 10 июля был сделан другой опыт с 6 горизонтально расположенными корешками, к кончикам которых с нижней стороны таким же образом были прикреплены квадратики. Через 7 часов 30 минут 4 образовали слабые геотропические изгибы, 1 оставался горизонтальным и 1 изогнулся вверх против силы тяжести, или геотропизма. Этот последний коре-

шок через 48 часов образовал петлю, подобную петле, изображенной в В (рис. 67).

Затем был произведен аналогичный опыт, однако вместо того, чтобы прикреплять картонные квадратики к кончикам с нижней стороны, к ним прикасались сухим ляписом. Подробности опыта будут приведены в главе о геотропизме, здесь же достаточно сказать, что 10 горошин с горизонтально расположенными и не прижженными корешками были помещены во влажный рыхлый торф. Все эти корешки, служившие в качестве образцов или контрольных, равно как и 10 других, к которым прикоснулись ляписом с *верхней* стороны, через 24 часа образовали сильные геотропические изгибы. До кончиков подобным же образом расположенных девяти корешков дотронулись ляписом с *нижней* стороны, и через 24 часа 3 слегка изогнулись геотропически, 2 остались горизонтальными, а 4 изогнулись вверх против силы тяжести и геотропизма. Этот изгиб вверх стал отчетливо заметным через 8 часов 45 минут после прижигания нижних сторон кончиков.

Маленькие картонные квадратики в двух опытах приклеивались шеллаком к кончикам 22 молодых и коротких *вторичных* корешков, которые образовались на первичном корешке во время его роста в воде, а затем были помещены во влажный воздух. Кроме трудности прикрепления квадратиков к таким тонко заостренным объектам, как эти корешки, следует отметить также, что температура была слишком высокой: в первом опыте она колебалась от 72 до 77° F [22—25° C], а во втором почти все время держалась на уровне 78° F [$25^1/_2$° C], что, вероятно, уменьшало чувствительность корневых верхушек. В результате, через 8 часов 30 минут 6 корешков из 22 отклонились вверх (один из них сильно), против силы тяжести, и 2 корешка в сторону; остальные 14 не реагировали. Принимая во внимание неблагоприятные условия и имея в виду результаты такого же опыта с бобом, можно считать эти данные достаточными для доказательства того, что вторичные корешки гороха чувствительны к легкому прикосновению.

Phaseolus multiflorus: чувствительность кончика корешка. — Опыты производились с пятьюдесятью девятью корешками, к кончикам которых с нижней стороны приклеивались шеллаком различной величины квадратики из той же самой плотной бумаги, а также кусочки тонкого стекла и грубого шлака. Иногда на кончики корешков помещались довольно большие капли растворенного шеллака, превращавшиеся затем в твердые бусинки. Проростки подвергались действию различных температур от 60 до 72° F [$15^1/_2$—22° C], чаще всего действию температуры около 72° F [22° C]. Но из этого значительного количества опытного материала ясно изогнулись в сторону от прикрепленных предметов только 5 корешков, 8 других дали слабые, либо даже сомнительные изгибы. Остальные 46 вовсе не реагировали. Поэтому ясно, что кончики корешков этого вида Phaseolus значительно менее чувствительны к прикосновению, чем кончики корешков боба или гороха. Мы думали, что они могут оказаться чувствительными к более сильному надавливанию, но, несмотря на несколько попыток, нам не удалось найти такого способа, который позволял бы надавливать на одну сторону кончика сильнее, чем на другую, не создавая в то же время механического препятствия для роста корешка. Поэтому мы испытывали влияние других раздражителей.

К кончикам 13 корешков, обсушенных пропускной бумагой, трижды притрагивались или слегка терли их с одной стороны сухим азотно-

кислым серебром. Применялось троекратное трение, так как на основании предыдущих опытов мы предполагали, что кончики недостаточно чувствительны. Через 24 часа оказалось, что кончики сильно почернели: 6 из них почернели кругом равномерно, так что изгиба в какую-либо одну сторону нельзя было ожидать; у 6 корешков сильно почернела одна сторона на протяжении приблизительно $^1/_{10}$ дюйма, и этот участок их изогнулся под прямым углом *в сторону* почерневшей поверхности, причем в дальнейшем изгиб в нескольких случаях усиливался, пока не образовались небольшие крючочки. Очевидно, почерневшая сторона была повреждена так сильно, что не могла более расти, между тем как противоположная продолжала свой рост. Только один из этих 13 корешков отклонился от почерневшей стороны, причем изгиб распространился на некоторое небольшое расстояние выше кончика.

Исходя из этого опыта, мы затем дотронулись ляписом с одной стороны до кончиков шести почти сухих корешков всего один раз, вслед за чем, через 10 минут, они были опущены в воду, температура которой поддерживалась на уровне 65—67° F [18$^1/_2$—19$^1/_2$°C]. В результате, через 8 часов на кончиках пяти из этих корешков с одной их стороны можно было видеть едва различимое крошечное черноватое пятнышко, и все они изогнулись в противоположную сторону — в двух случаях под углом около 45°, в двух других — приблизительно под прямым углом, а в пятом — под углом, бо́льшим прямого, так что кончик был немного изогнут наподобие крючка; в этом последнем случае черная отметка была значительно больше, чем в других. Через 24 часа после применения ляписа изгиб трех из этих корешков (включая и крючковатый) уменьшился, у четвертого остался без изменений, а у пятого усилился, причем кончик изогнулся крючком. Как уже было сказано, через 8 часов можно было видеть черные пятнышки на одной стороне кончика у пяти корешков из шести; у шестого совсем крошечное пятнышко находилось на самой верхушке и, следовательно, было расположено центрально; и лишь один этот корешок не изогнулся. Поэтому к нему снова прикоснулись с одной стороны ляписом, и через 15 часов 30 минут оказалось, что он изогнулся от перпендикуляра и от почерневшей стороны под углом в 34°, который еще через девять часов увеличился до 54°.

Поэтому не подлежит сомнению, что кончик корешка этого вида Phaseolus чрезвычайно чувствителен к прижиганию, в большей мере, чем корешок боба, хотя последний значительно более чувствителен к давлению. В только что описанных опытах изгиб *от* слегка прижженной стороны кончика происходил вдоль корешка на протяжении приблизительно 10 мм; между тем в первой серии опытов, когда кончики нескольких корешков сильно почернели и были повреждены с одной стороны, так что рост их в этом месте прекратился, — участок, изогнувшийся *к* сильно почерневшей стороне вследствие продолжающегося роста противоположной стороны, имел в длину 3 мм. Это различие результатов представляет интерес, ибо оно показывает, что слишком сильное раздражение не вызывает какого-либо действия, передающегося на расстояние, и не заставляет изгибаться соседнюю, выше лежащую зону роста корешка. Аналогичные явления наблюдаются у Drosera, у которой поглощение железками крепкого раствора углекислого аммония или внезапное сильное нагревание, или раздавливание их не вызывают изгиба базальной части щетинок, между тем как слабый раствор углекислого аммония, или умеренное нагревание, или легкое

давление всегда вызывают такой изгиб. Подобные же результаты наблюдались у Dionaea и Pinguicula.

Затем мы исследовали, как влияет срезывание бритвою тонкой полоски с одной стороны конического кончика у 14 молодых коротких корешков. Шесть из них после операции были подвешены во влажном воздухе. Кончики восьми других, подвешенных таким же образом, были опущены в воду при температуре около 65°F [$18^1/_2$°C]. Каждый раз мы записывали, с какой стороны кончика сделан срез, и при дальнейших наблюдениях, прежде чем справляться с записями, отмечали направление изгиба. Из шести корешков, находившихся во влажном воздухе, через 10 часов 15 минут три изогнули свои кончики в сторону от срезанной поверхности, между тем как другие три не реагировали и оставались прямыми; однако еще через 13 часов один из них слегка изогнулся в сторону, противоположную срезанной поверхности. Из восьми корешков с погруженными в воду кончиками через 10 часов 15 минут семь ясно отклонились от срезанных поверхностей; что же касается восьмого, оставшегося совершенно прямым, то с него случайно был сделан слишком толстый срез, так что его едва ли можно считать действительным исключением из общего результата. Когда через 23 часа после операции семь корешков вновь подверглись осмотру, два из них оказались перекрученными, четыре отклонились от перпендикуляра и от срезанной поверхности на угол около 70°, а один приблизительно на 90°, так что он сделался почти горизонтальным, но кончик его под влиянием геотропизма начал теперь изгибаться вниз. Таким образом мы видим, что удаление тонкой пластинки, срезанной с одной стороны конической верхушки, вызывает в выше лежащей зоне роста корешка этого вида Phaseolus, вследствие передачи раздражения, изгиб в сторону от срезанной поверхности.

Tropaeolum majus: чувствительность кончика корешка к прикосновению. — Маленькие картонные квадратики были приклеены шеллаком с одной стороны к кончикам 19 корешков, из которых некоторые подвергались действию температуры в 78° F [$25^1/_2$° C], другие же находились при значительно более низкой температуре. Только 3 корня ясно изогнулись от квадратиков, 5 слегка, 4 сомнительно и 7 не изогнулись вовсе. Так как эти семена, как мы полагаем, были стары, то мы приобрели новую порцию семян, и тогда результаты оказались совершенно иными. Двадцать три семени были затем испытаны таким же образом; пять из квадратиков не вызвали никакого эффекта, но три из этих случаев не представляли настоящих исключений, ибо в двух из них квадратики сдвинулись и были параллельны кончику, а в третьем шеллак оказался в избытке и равномерно покрыл кругом весь кончик. Один корешок лишь слегка отклонился от перпендикуляра и квадратика, в то время как у семнадцати наблюдалось ясное отклонение. В нескольких из этих последних случаев углы отклонения от перпендикуляра варьировали между 40 и 65°, а в двух через 15 и 16 часов отклонение достигло приблизительно 90°. В одном случае в течение 16 часов образовалась почти законченная петля. Таким образом, не может быть сомнения, что кончик чрезвычайно чувствителен к легкому прикосновению и что верхняя часть корешка изгибается в сторону от прикасающегося к нему предмета.

Gossypium herbaceum: чувствительность кончика корешка. — С корешками производились такие же опыты, как и в предыдущих случаях, но они оказались мало пригодными для нашей цели, ибо, подвешенные

во влажном воздухе, вскоре заболевали. Из 38 подвешенных таким образом корешков с приклеенными к их кончикам картонными квадратиками, при температурах, варьировавших от 66 до 69° F [19 и $20^1/_2$°C], 9 ясно отклонились от квадратиков и перпендикуляра, у 7 наблюдалось слабое или даже сомнительное отклонение, а 22 корешка не реагировали совсем. Мы предположили, что, быть может, указанная выше температура была недостаточно высока, и поэтому 19 корешков с приклеенными квадратиками, точно так же подвешенные во влажном воздухе, были подвергнуты действию температуры от 74 до 79° F [$23^1/_2$—26° C], однако ни один из них не реагировал, и вскоре они заболели. Наконец, 19 корешков были подвешены в воде при температуре от 70 до 75° F [21—24° C] с кусочками стекла или картонными квадратиками, прикрепленными к их кончикам при помощи канадского бальзама или асфальта, которые под водой клеили значительно лучше, чем шеллак. Корешки недолго оставались здоровыми. В результате 6 ясно отклонились от прикрепленных предметов и от перпендикуляра, а у 2 отклонение было сомнительным; 11 не реагировали. Таким образом, результаты едва ли можно признать решающими, хотя две серии опытов, произведенных при умеренной температуре, делают вероятным заключение, что корешки чувствительны к прикосновению и при благоприятных условиях проявили бы чувствительность в еще большей степени.

Пятнадцать корешков, проросших в рыхлом торфе, были вертикально подвешены над водою. Семь из них служили контролем и в течение 24 часов оставались совершенно прямыми. К кончикам других восьми корешков всего один раз прикоснулись с одной стороны сухим ляписом. Уже через 5 часов 10 минут пять из них слегка отклонились от перпендикуляра и от стороны, несущей маленькие черноватые метки. Через 8 часов 40 минут 4 корня из этих 5 отклонились от перпендикуляра под углами между 15 и 65°. С другой стороны, один, который при наблюдении через 5 часов 10 минут был слегка изогнут, теперь выпрямился. Через 24 часа изгиб в двух случаях значительно усилился; то же наблюдалось в 4 других случаях, однако эти последние корешки были теперь настолько закручены, а некоторые из них еще и изогнуты вверх, что уже нельзя было установить, продолжают ли они отклоняться от прижженной стороны. Контрольные экземпляры не обнаруживали таких неправильностей в росте, и эти две серии составляли поразительный контраст. Из 8 корешков, прижженных ляписом, не реагировали всего два, и оставленные ляписом на их кончиках пятнышки были чрезвычайно малы. Эти пятнышки во всех случаях были овальными или продолговатыми. Они были измерены в трех случаях и оказались приблизительно одной и той же величины, а именно $^2/_3$ мм длиною. Имея в виду этот факт, следует отметить, что длина изогнутой части корешка, отклонившейся от прижженной стороны в течение 8 часов 40 минут, в трех случаях оказалась равной 6, 7 и 9 мм.

Cucurbita ovifera: чувствительность кончика корешка. — Кончики оказались мало подходящими для прикрепления квадратиков, так как они были чрезвычайно тонки и гибки. Кроме того, вследствие быстрого развития гипокотилей и образования ими дугообразного изгиба, весь корешок быстро менял свое место, и таким образом возникала возможность ошибок. Было произведено большое количество опытов, но без какого-либо определенного результата, за исключением двух случаев,

когда из 23 корешков 10 отклонились от прикрепленных картонных квадратиков, а 13 не реагировали. Довольно большие квадратики, представлявшие, правда, некоторые трудности при приклеивании, оказывали, повидимому, более сильное действие, чем очень маленькие.

Значительно бо́льший успех мы имели в опытах с прижиганием. Однако в нашем первом опыте 15 корешков были прижжены слишком сильно и только два изогнулись от почерневшей стороны, другие же либо были убиты с одной стороны, либо равномерно кругом почернели. В нашем следующем опыте мы на мгновение прикасались к обсушенным кончикам 11 корешков сухим ляписом, а через несколько минут погружали их кончики в воду. Полученные таким образом продолговатые метки никогда не имели черной окраски, а только коричневую, и длиною были около $1/2$ мм, или даже менее. Через 4 часа 30 минут после прижигания 6 из них заметно отклонились от стороны с коричневым пятнышком, 4 отклонились слегка и 1 совсем не отклонился. Последний оказался больным и перестал расти; метки на 2 из 4 слегка изогнутых корешков были чрезвычайно малы, а одну из них можно было различить лишь при помощи лупы. Из 10 контрольных экземпляров, испытанных одновременно в тех же сосудах, ни один не изогнулся даже в самой малой степени. Через 8 часов 40 минут после прижигания 5 корешков из 10 (один нездоровый был исключен) отклонились приблизительно на 90° и 3 приблизительно на 45° от перпендикуляра и от стороны, несущей коричневое пятнышко. Через 24 часа все 10 корешков чрезвычайно увеличились в длину; у 5 из них изгиб был приблизительно такой же, у 2 он увеличился и у 3 уменьшился. Контраст, представляемый 10-ю контрольными экземплярами, как через 8 часов 40 минут, так и через 24 часа, был очень велик, ибо они продолжали расти вертикально вниз, за исключением двух, которые, по какой-то неизвестной причине, несколько искривились.

В главе о геотропизме мы увидим, что 10 корешков этого растения были горизонтально помещены во влажный рыхлый торф, и в этих условиях они росли лучше и более естественно, чем во влажном воздухе. Их кончики были слегка прижжены с нижней стороны, на которой и образовались коричневые пятнышки, имевшие около $1/2$ мм в длину. Неподвергнутые прижиганию и расположенные таким же образом экземпляры в течение 5 или 6 часов сильно изогнулись вниз вследствие геотропизма. Через 8 часов всего 3 из подвергнутых прижиганию изогнулись вниз, и то в легкой степени, 4 оставались горизонтальными, а 3 были изогнуты вверх против геотропизма и от стороны, несущей коричневое пятнышко. У других 10 экземпляров кончики были прижжены в то же время и в той же степени на верхней стороне, что должно было усилить действие геотропизма, если бы вообще оказало какое-либо влияние; действительно, через 8 часов все эти корешки сильно изогнулись вниз. На основании различных приведенных выше фактов не может быть сомнений, что прижигание с одной стороны корневой верхушки этого вида Cucurbita, сделанное достаточно осторожно, заставляет всю растущую часть изгибаться в противоположную сторону.

Raphanus sativus: чувствительность кончика корешка. — Здесь мы столкнулись в наших опытах со многими трудностями как в применении картонных квадратиков, так и в прижигании, ибо когда семена были приколоты к пробковой крышке, многие корешки сами по себе, без всякого постороннего воздействия, росли неправильно, часто изгибались вверх, как бы испытывая притяжение со стороны расположенной

вверху влажной поверхности; погруженные в воду, они точно так же росли неправильно. Мы не отваживались поэтому доверять нашим опытам с прикрепленными картонными квадратиками; тем не менее, некоторые из них, повидимому, указывали, что кончики были чувствительны к прикосновению. Наши опыты с прижиганием обыкновенно не удавались вследствие того, что было трудно не повредить слишком сильно чрезвычайно тонкие кончики. Из 7 испытанных таким образом корешков один изогнулся через 22 часа под углом 60°, другой — 40°, а третий отклонился от перпендикуляра и от прижженной стороны очень незначительно.

Aesculus hippocastanum; чувствительность кончика корешка. — Кусочки стекла и картонные квадратики были приклеены шеллаком к кончикам 12 корешков конского каштана; когда же эти предметы отвалились, то их приклеили вновь; однако ни в одном случае не удалось получить таким образом изгиба. Эти массивные корешки, один из которых имел более 2 дюймов в длину и 0,3 дюйма в диаметре при основании, повидимому, были нечувствительными к таким слабым раздражениям, как различные маленькие прикрепленные к ним предметы. Тем не менее, когда корешок в своем нисходящем движении сталкивался с препятствиями, его растущая часть изгибалась так однообразно и равномерно, что ее вид свидетельствовал не о простом механическом изгибании, а об усилении роста вдоль всей выпуклой стороны, обусловленном раздражением кончика.

Что это мнение правильно, можно заключить из действия наиболее мощного стимула — прижигания. Отклонение от прижженной стороны происходило много медленнее, чем у прежде описанных видов, и, быть может, будет не лишним привести здесь подробности наших опытов.

Семена проросли в опилках. Кончики корешков с одной стороны были слегка потерты один раз сухим азотнокислым серебром и через несколько минут погружены в воду. Температура колебалась между 52 и 58° F [11 и $14^1/_2$° C]. Некоторые случаи, когда весь кончик чернел или когда проросток заболевал, казались нам не заслуживающими описания.

(1). В течение одного дня (т. е. 24 часов) корешок слегка отклонился от прижженной стороны. Через три дня он отстоял от перпендикуляра на 60°, через 4 дня на 90°. На пятый день он изогнулся вверх приблизительно на 40° выше горизонта; таким образом, за пять дней он прошел 130°. Это было наибольшее отклонение, которое мы наблюдали в наших опытах.

(2). За два дня корешок отклонился слегка, через семь дней отклонился от перпендикуляра и прижженной стороны на 69°, через восемь дней угол достиг приблизительно 90°.

(3). Через день легкое отклонение, но выжженное пятнышко было настолько слабое, что было сделано вторичное прижигание. Через четыре дня после первого прижигания отклонение возросло до 78°, а еще через день до 90°.

(4). Через два дня легкое отклонение, которое в течение ближайших трех дней несомненно увеличилось, но так и не достигло значительных размеров. Корешок рос плохо и на восьмой день погиб.

(5). Через два дня очень слабое отклонение, но на четвертый день оно составляло 56° от перпендикуляра и от прижженной стороны.

(6). Через три дня сомнительное, но через четыре — несомненное отклонение от прижженной стороны. На пятый день отклонение от перпендикуляра составляло 45° и на седьмой возросло приблизительно до 90°.

(7). Через два дня легкое отклонение. На третий день отклонение от перпендикуляра составляло 25° и позже не увеличивалось.

(8). Через день ясное отклонение. На третий день оно достигло 44° и на четвертый 72° от перпендикуляра и прижженной стороны.

(9). Через день отклонение слабое, но ясно различимое. На третий день кончик снова прижгли с той же стороны ляписом, вследствие чего он погиб.

(10). Через день легкое отклонение от перпендикуляра и от прижженной стороны, которое через 6 дней возросло до 50°.

(11). Через день отчетливое отклонение, которое спустя шесть дней возросло до 62° от перпендикуляра и от прижженной стороны.

(12). Через день легкое отклонение, которое на второй день достигло 35°, на четвертый 50° и на шестой день 63° от перпендикуляра и от прижженной стороны.

(13). Весь кончик почернел, но на одной стороне больше, чем на другой. На четвертый день слегка и на шестой сильно отклонился от более почерневшей стороны. На девятый день отклонение достигло 90° от перпендикуляра.

(14). Весь корешок почернел так же, как и в предыдущем случае. На второй день отчетливое отклонение от более почерневшей стороны, возросшее на седьмой день приблизительно до 90°. На следующий день корешок имел нездоровый вид.

(15). Здесь мы имели в первый день ненормальный случай легкого изгиба корешка в направлении к прижженной стороне, что продолжалось и в течение ближайших трех дней, когда отклонение доходило приблизительно до 90° от перпендикуляра. Причина заключалась, повидимому, в такой же, как у усиков, чувствительности верхней части корешка, на которую со значительной силой надавливал большой треугольный выступ семенных покровов. Это раздражение, повидимому, пересилило раздражение, исходившее от прижженного кончика.

Эти несколько случаев несомненно показывают, что раздражение одной стороны корневой верхушки заставляет верхнюю часть корешка медленно изгибаться в противоположную сторону. Это явление ясно наблюдалось в одной серии из пяти семян, приколотых к пробковой крышке сосуда. А именно, когда через 6 дней крышку перевернули и рассматривали прямо сверху, то оказалось, что все сделанные ляписом маленькие черные метки были теперь отчетливо видны на верхних сторонах кончиков изогнутых вбок корешков.

У 22 корешков с одной стороны их кончиков были срезаны бритвою тоненькие пластинки так же, как это было описано для обыкновенного боба. Однако этот вид раздражения оказался недостаточно эффективным. За промежуток времени от 3 до 5 дней из 22 корешков только 7 умеренно отклонились от срезанной поверхности, а из остальных некоторые росли неправильно. Таким образом, полученные результаты далеко не убедительны.

Quercus robur; чувствительность кончика корешка. — Кончики корешков обыкновенного дуба в такой же мере чувствительны к легкому прикосновению, как и кончики корешков любого другого исследованного нами растения. Во влажном воздухе они оставались здоровыми в течение 10 дней, но росли медленно. Квадратики из картонной бумаги были прикреплены шеллаком к кончикам 15 корешков. Десять из них значительно отклонились от перпендикуляра и от квадратиков, два слабо и три не отклонились совсем. Но из последних два не представляли собою действительных исключений, так как сначала они были

очень коротки, а позже едва росли. Некоторые из более замечательных случаев следует описать. Корешки исследовались каждое утро, приблизительно в один и тот же час, т. е. через промежутки в 24 часа.

№ 1. Этот корешок пострадал от ряда случайностей и реагировал ненормальным образом. Сначала кончик казался нечувствительным и лишь позже обнаружил чувствительность к прикосновению. Первый квадратик был прикреплен 19 октября; 21-го корешок не изогнулся вовсе, и квадратик случайно отпал; он был вновь приклеен 22-го, и корешок слегка отогнулся от квадратика, но изгиб выровнялся 23-го, когда квадратик был удален и приклеен вновь. Никакого изгиба не последовало, а квадратик снова случайно отпал и опять был приклеен. Утром 27-го он отмок вследствие того, что корешок достиг воды на дне сосуда. Квадратик был приклеен еще раз, и 29-го, т. е. через десять дней после того, как он был приклеен впервые, и через два дня после прикрепления последнего квадратика корешок вырос до большой длины в 3,2 дюйма, а конечная растущая часть его изогнулась теперь в сторону от квадратика и образовала крючок (см. рис. 68).

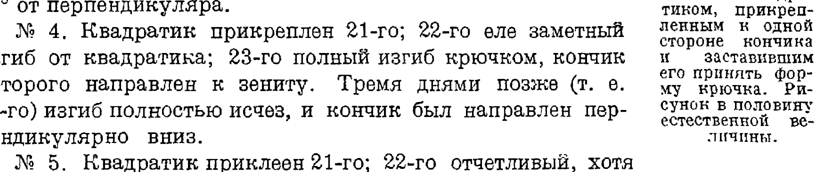


Рис. 68. *Quercus robur*

Корешок с картонным квадратиком, прикрепленным к одной стороне кончика и заставившим его принять форму крючка. Рисунок в половину естественной величины.

№ 2. Квадратик прикреплен 19-го; 20-го корешок слегка отклонился от него и от перпендикуляра; 21-го отклонение достигло почти прямого угла. В этом положении корешок оставался в течение ближайших двух дней, но 25-го изгиб вверх уменьшился вследствие действия геотропизма и в еще большей мере уменьшился 26-го.

№ 3. Квадратик прикреплен 19-го; 21-го слабый изгиб от квадратика, достигший 22-го приблизительно 40° и 23-го 53° от перпендикуляра.

№ 4. Квадратик прикреплен 21-го; 22-го еле заметный изгиб от квадратика; 23-го полный изгиб крючком, кончик которого направлен к зениту. Тремя днями позже (т. е. 26-го) изгиб полностью исчез, и кончик был направлен перпендикулярно вниз.

№ 5. Квадратик приклеен 21-го; 22-го отчетливый, хотя и не сильный изгиб от квадратика; 23-го кончик изогнулся вверх над горизонтом; 24-го он имел вид крючка с кончиком, направленным почти к зениту, как на рис. 68.

№ 6. Квадратик приклеен 21-го; 22-го слегка изогнулся от квадратика; 23-го изогнулся сильнее; 24-го значительный изгиб; 27-го весь изгиб исчез, и корешок был теперь направлен перпендикулярно вниз.

№ 7. Квадратик приклеен 21-го; 22-го начало изгиба от квадратика, который на следующий день увеличился и 24-го составлял прямой угол.

Таким образом, мы видим, что кончик корешка дуба в высокой степени чувствителен к прикосновению и сохраняет свою чувствительность в течение нескольких дней. Однако вызванное таким способом движение является более медленным, чем в ранее описанных случаях, за исключением Aesculus. Как и у боба, конечная растущая часть, после изгибания, иногда выпрямляется вследствие действия геотропизма, хотя предмет еще остается прикрепленным к кончику.

Затем был произведен такой же замечательный опыт, как и с бобом, а именно, в точности одинаковые по размерам маленькие квадратики полировальной бумаги типа картона и очень тонкой бумаги (толщина

их указана в параграфе о *Vicia faba*) были приклеены шеллаком, как можно более аккуратно к противоположным сторонам кончиков 13-ти корешков, подвешенных во влажном воздухе при температуре 65—66° F [18½—19°C]. Результат получился поразительный, ибо 9 из этих 13 корешков изогнулись ясно и 1 очень слабо от толстой бумаги по направлению к стороне, несущей тонкую бумагу. В двух из этих случаев кончик через два дня вполне принял форму крючка. В четырех случаях отклонение от перпендикуляра и от стороны, несущей толстую бумагу, достигло за период от двух до четырех дней 90, 72, 60 и 49°, но в двух других случаях только 18 и 15°. Следует, однако, отметить, что в случае, когда отклонение равнялось 49°, два квадратика случайно вошли в соприкосновение на одной стороне верхушки и образовали таким образом боковую вилочку. Вследствие этого отклонение произошло частично от этой вилочки и частично от толстой бумаги. Только в трех случаях корешки не реагировали на различие в толщине приклеенных к их кончикам картонных квадратиков и, следовательно, не изгибались в направлении, противоположном стороне, несущей более плотную бумагу.

Zea mays: чувствительность кончика корешка к прикосновению. — С этим растением было произведено большое количество опытов, так как оно являлось единственным представителем однодольных, с которым мы экспериментировали. Здесь достаточно привести краткий обзор результатов. Прежде всего мы прикололи к пробковым крышкам 22 прорастающих семени, не прикрепляя к их корешкам никаких предметов, причем одни находились при температуре 65—66° F [18½—19° C], другие же при температуре 74—79° F [23½—26° C]. Ни один из них не изогнулся, хотя некоторые немного отклонились в одну сторону. Было отобрано несколько корешков, которые, вследствие прорастания на песке, искривились, но когда их поместили во влажную камеру, то они росли своею конечной частью прямо вниз. Когда этот факт был установлен, то в нескольких опытах к кончикам 68 корешков были приклеены шеллаком маленькие квадратики из плотной бумаги. Из них у 39 конечная растущая часть в течение 24 часов заметно отогнулась от приклеенных квадратиков и от перпендикуляра, причем 13 из 39 образовали крючочки с кончиками, направленными к зениту, и 8 образовали петли. Кроме того, у 7 других корешков из 68 наблюдались слабые, а у двух сомнительные изгибы в сторону от квадратиков. Оставались 20, которые не реагировали, однако 10 из них можно не считать, ибо один был нездоров, у двух кончики были совершенно окружены шеллаком, у 7 же квадратики передвинулись, так что были параллельны кончику, вместо того чтобы стоять под острым углом к нему. Поэтому из 68 наверное не реагировали только 10. Некоторые из корешков, с которыми мы экспериментировали, были молоды и коротки, большинство умеренной длины, но два или три имели в длину более трех дюймов. В описанных выше случаях для образования изгиба понадобилось около 24 часов, но часто он был заметен уже через значительно более короткий промежуток времени. Например, растущая апикальная часть одного корешка изогнулась под прямым углом вверх через 8 часов 15 минут, а другого через 9 часов. В одном случае в течение 9 часов образовался крючок. Шесть из корешков в сосуде, содержавшем девять семян и стоявшем на песочной бане, температура которой колебалась от 76 до 82°F [24½ до 28° C], в течение 15 часов изогнулись крючком, а седьмой образовал за это время полную петлю.

Приведенные здесь рисунки четырех прорастающих семян (рис. 69) показывают, во-первых, корешок (А), верхушка которого настолько изогнулась в сторону от прикрепленного квадратика, что образовала крючок. Во-вторых, в (В), крючок, превращенный вследствие непрерывного раздражения со стороны квадратика, а может быть, и при содействии геотропизма, в почти замкнутое кольцо, или петлю. При образовании петли кончик обыкновенно задевает верхнюю часть корешка и сбрасывает прикрепленный квадратик. Петля тогда суживается или замыкается, но никогда не исчезает. В дальнейшем верхушка растет вертикально вниз, так как не испытывает более раздражения со стороны прикрепленного предмета. Это случалось часто и изображено в С. Вышеупомянутый сосуд с шестью изогнутыми крючком корешками и другой сосуд были оставлены для наблюдений еще на два дня с целью установить, как будут изменяться крючки. Большинство из них превратились в простые петли, как показано в С; но в одном случае кончик не задел за верхнюю часть корешка, и поэтому квадратик не отвалился; в результате, благодаря непрерывному раздражению со стороны квадратика, корешок образовал две полные петли, т. е. спираль о двух оборотах, которые позже оказались тесно прижатыми одна к другой. Затем геотропизм возобладал и заставил кончик расти отвесно вниз. В другом случае, изображенном в (D), верхушка, образуя второй оборот спирали, прошла через первую петлю, которая сначала была широко открыта, и при этом квадратик оказался сброшенным. Затем корешок стал расти отвесно вниз и таким образом завязался в узел, который вскоре туго затянулся!

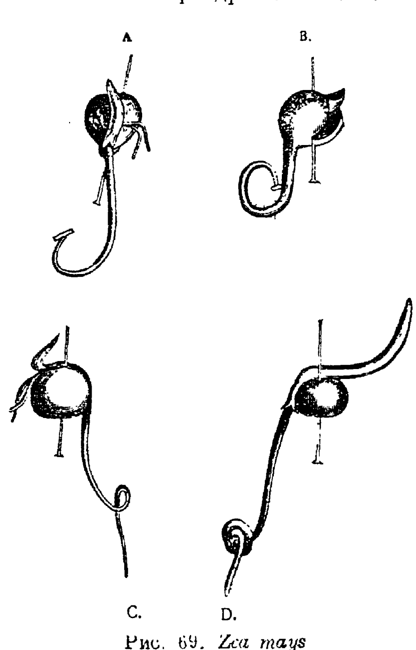


Рис. 69. *Zea mays*

Корешки, изогнувшиеся в сторону от маленьких картонных квадратиков, прикрепленных с одной стороны к их кончикам.

Вторичные корешки Zea. — Вскоре после появления первого корешка, из семени пробиваются и другие, не являющиеся, однако, боковыми по отношению к главному. Над десятком этих вторичных корешков, направленных наискось вниз, были поставлены опыты, причем к их кончикам с нижней стороны приклеивались шеллаком очень маленькие картонные квадратики. Таким образом, если бы квадратики оказали действие, то корешки должны были изогнуться вверх против действия силы тяжести. Сосуд (защищенный от света) стоял на песочной бане, температура которой колебалась от 76 до 82° F [$24^1/_2$—28° С]. Уже через 5 часов один корешок немного отклонился от квадратика, а через 20 часов образовал петлю. Четыре других через 20 часов значительно изогнулись в сторону от квадратиков, а три из них образовали крючки с кончиками, направленными к зениту, — один через 29 часов и два других через 44 часа. За это время шестой корешок изогнулся под пря-

мым углом в сторону от квадратика. Таким образом, реагировали всего шесть из десяти вторичных корешков, четыре же не обнаружили реакции. Поэтому не может быть сомнения, что кончики этих вторичных корешков чувствительны к легкому прикосновению и что под влиянием такого раздражения они заставляют верхнюю часть изгибаться в сторону от прикасающегося к ним предмета. Но, повидимому, обыкновенно это происходит не так скоро, как у первичного корешка.

Чувствительность кончика корешка к влажному воздуху

Несколько лет тому назад Сакс сделал интересное открытие, что корешки многих проростков изгибаются в направлении к соседней влажной поверхности.* Мы постараемся здесь показать, что эта своеобразная форма чувствительности сосредоточена в их кончиках. Это движение является прямой противоположностью тому, которое вызывается раздражителями, рассмотренными до сих пор, заставляющими растущую часть корешка изгибаться от источника раздражения. В наших опытах мы следовали плану Сакса, а именно, сита с прорастающими во влажных опилках семенами подвешивались таким образом, что дно их составляло с горизонтом угол в 40°. Если бы на корешки действовал только геотропизм, то они должны были бы расти сквозь дно сита отвесно вниз. Но так как они испытывали притяжение со стороны соседней влажной поверхности, то изгибались к ней и отклонялись на 50° от перпендикуляра. С целью удостовериться, обладает ли чувствительностью к влажному воздуху только кончик или же вся растущая часть корня, участок последнего, длиною от 1 до 2 мм, покрывался в некотором числе случаев смесью прованского масла и ламповой сажи. Эта смесь изготовлялась с целью придать маслу такую консистенцию, чтобы его можно было накладывать толстым слоем, который мог бы, по крайней мере в значительной степени, исключить влажный воздух и был бы хорошо виден. Так как ранее уже было твердо установлено, что кончик корешка является частью, чувствительной к различным другим раздражителям, то для нашей цели не было необходимости в большем числе экспериментов, чем те, которые были произведены в действительности.

Phaseolus multiflorus.— Наблюдения производились одновременно и в течение одного и того же промежутка времени над двадцатью девятью контрольными корешками, свободно растущими из сита, и над другими, кончики которых были покрыты маслом. Из 29 корешков 24 изогнулись в такой степени, что пришли в тесное соприкосновение с дном сита. Место главного изгиба обыкновенно отстояло от кончика на 5 или 6 мм. Кончики восьми корешков были покрыты маслом на протяжении 2 мм, а двух других на протяжении $1^1/_2$ мм. Они находились при температуре 15—16°С. По истечении промежутка времени от 19 до 24 часов все они еще свисали вертикально или почти вертикально, ибо некоторые из них наклонились к соседней влажной поверхности приблизительно на 10°. Таким образом, они не реагировали или реагировали лишь слегка на одностороннее действие более влажного воздуха, хотя вся верхняя часть была совершенно открыта. Через 48 часов три из этих корешков значительно изогнулись к ситу; отсутствие же изгиба у остальных, вероятно, можно объяснить тем, что они росли не очень хорошо. Однако следует отметить, что в течение первых 19—24 часов все корешки росли хорошо; два из них за 11 ча-

* «Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg», Band I, 1872, S. 209.

сов увеличились в длину на 2 и на 3 мм; пять других за 19 часов дали прирост в 5—8 мм, а два, имевшие сначала в длину 4 и 6 мм, выросли за 24 часа до 15 и 20 мм.

Кончики 10 корешков, которые точно так же росли хорошо, были покрыты маслом на протяжении всего 1 мм, и теперь результат получился несколько иной, а именно, из них четыре изогнулись к ситу в течение 21—24 часов и не реагировало 6. Из этих последних над пятью производились наблюдения в течение еще одного дня, и все они, за исключением одного, изогнулись к ситу.

Кончики пяти корешков были прижжены азотнокислым серебром и таким образом повреждены на протяжении около 11 мм. Затем над ними производились наблюдения в течение промежутков времени от 11 до 24 часов, и оказалось, что они росли хорошо. Один из них изгибался, пока не пришел в соприкосновение с ситом, другой также изогнулся к нему, между тем как остальные три все еще продолжали расти вертикально. 7 контрольных корешков, не подвергавшихся прижиганию, все пришли в соприкосновение с ситом.

Кончики 11 корешков были защищены тесно прилегающей увлажненной кишечной перепонкой на протяжении от $1^1/_2$ до $2^1/_2$ мм. Через 22—24 часа 6 из этих корешков ясно отклонились к ситу, или даже пришли в соприкосновение с ним, 2 изогнулись слегка в этом же направлении и 3 не изогнулись вовсе. Все они росли хорошо. Из 14 контрольных экземпляров, над которыми одновременно велись наблюдения, все, за исключением одного, тесно приблизились к ситу. Из этих опытов, повидимому, следует, что шапочка из кишечной перепонки препятствует, хотя и в слабой степени, изгибанию корешков к соседней влажной поверхности. Мы не знаем, способен ли чрезвычайно тонкий слой этого вещества после увлажнения пропускать через себя влагу из воздуха. Один случай указывал, что шапочки являются иногда более действительным средством, чем кажется на основании приведенных выше результатов, а именно, когда с корешка, который за 23 часа лишь слегка приблизился к ситу, была снята его шапочка ($1^1/_2$ мм длиною), то в течение следующих $15^1/_2$ часов он резко изогнулся в направлении к источнику влаги, причем главное место изгиба отстояло от кончика на 2—3 мм.

Vicia faba. — Кончики 13 корешков были покрыты маслом на протяжении 2 мм; необходимо помнить, что у этих корешков главное место изгиба отстоит от кончика приблизительно на 4 или 5 мм. Из них четыре подверглись осмотру через 22 часа, три через 26 часов и шесть через 36 часов, и ни один не изогнулся к влажной нижней поверхности сита. В другом опыте так же было поступлено с 7 корешками, из которых 5 через 11 часов еще оказались направленными отвесно вниз, в то время как 2 немного изогнулись к ситу; случайно дальнейших наблюдений над ними не производили. В обоих этих опытах корешки росли хорошо; из них 7, имевшие сначала в длину от 4 до 11 мм, через 11 часов достигли длины от 7 до 16 мм; три, первоначальная длина которых была от 6 до 8 мм, через 26 часов имели в длину от 11,5 до 18 мм; и наконец, 4 корешка, имевшие сначала в длину от 5 до 8 мм, через 46 часов достигли длины от 18 до 23 мм. Контрольные или непокрытые маслом корешки не обязательно изгибались ко дну сита. Но в одном случае из 13 корешков, над которыми производились наблюдения в течение периодов от 22 часов до 36 часов, 12 изогнулись к ситу. В двух других случаях, взятых вместе, таким же образом изогнулись 38 из 40. В третьем случае так вели себя только 7 из 14, но еще через два дня количество изогнутых увеличилось до 17 из 23. В последнем случае из 20 изогнулись к ситу всего 11. Если мы сложим эти числа вместе, то найдем, что из 96 контрольных экземпляров 78 изогнулись ко дну сита. Из экземпляров с кончиками, покрытыми маслом, изогнулись в том же направлении всего 2 из 20 (но над 7 из них наблюдения не производились в течение достаточно большого промежутка времени).

Поэтому едва ли можно сомневаться в том, что кончик корня длиною около 2 мм является частью, чувствительной к влажной атмосфере, и что он заставляет верхнюю часть изгибаться к источнику влаги.

Кончики 15 корешков подверглись прижиганию азотнокислым серебром и росли так же хорошо, как описанные выше корешки с покрытыми маслом кончиками. Через 24 часа 9 из них вовсе не изогнулись ко дну сита, два были изогнуты к нему под углами в 20 и 12° от своего прежнего вертикального положения, а 4 пришли в тесное соприкосновение с ситом. Таким образом, повреждение кончика на протяжении около 1 мм предотвратило изгиб большей части этих корешков к соседней влажной поверхности. Из 24 контрольных экземпляров отклонились к ситу 23, а во втором случае таким же образом изогнулись в большей или меньшей степени 15 из 16. Эти контрольные опыты были включены в приведенные в предыдущем параграфе.

Avena sativa. — Кончики 13 корешков, выступающие из дна сита на 2 и 4 мм, из них некоторые не вполне отвесно, были покрыты на протяжении от 1 до $1^1/_2$ мм черным маслом [смесью масла и сажи]. Сита были наклонены к горизонту на 30°. Бóльшая часть этих корешков была подвергнута осмотру через 22 часа, немногие же спустя 25 часов, и в течение этих промежутков времени они росли так быстро, что увеличили свою длину приблизительно вдвое. У корешков, покрытых маслом, главное место изгиба отстояло от кончика на расстоянии не меньше 3,5—5,5 мм и не больше 7—10 мм. Из 13 корешков со смазанными кончиками 4 вовсе не изогнулись к ситу, 6 наклонились к нему и от перпендикуляра под углами от 10 до 35°, 3 же вошли с ним в тесное соприкосновение. Поэтому с первого взгляда кажется, что смазывание кончиков этих корешков мало препятствует их изгибанию к соседней влажной поверхности. Однако осмотр сит в двух случаях произвел совершенно иное впечатление, ибо когда видишь, как корешки с черными, смазанными маслом кончиками торчат из дна сита и как тесно прилегают к нему корешки с несмазанными кончиками, в количестве, по крайней мере, 40—50 экземпляров, то исчезает всякое сомнение в том, что смазывание оказывает значительное действие. При ближайшем рассмотрении удалось найти всего один необмазанный корешок, который не изогнулся к ситу. Вероятно, если бы кончики были защищены маслом на протяжении 2 мм, вместо $1—1^1/_2$ мм, то влажный воздух на них совсем не подействовал бы и ни один из них не дал бы изгиба.

Triticum vulgare.— Аналогичные опыты были произведены с 8 корешками обыкновенной пшеницы. Смазывание их кончиков оказало значительно более слабое влияние, чем в опыте с овсом. Через 22 часа 5 из них пришли в соприкосновение с дном сита, 2 наклонились к нему на 10 и 15°, и лишь один остался вертикальным. Все очень многочисленные несмазанные корешки пришли в тесное соприкосновение с ситом. Эти опыты были произведены 28 ноября, когда в 10 часов утра температура была всего 4,8°C. Мы едва ли сочли бы этот случай достойным упоминания, если бы не следующее обстоятельство. В начале октября, когда температура была значительно выше, а именно 12—13°C, мы заметили, что только немногие из несмазанных корешков изгибались к ситу, а это указывает, что чувствительность к влажности воздуха при низкой температуре увеличивается, как мы это наблюдали у корешков *Vicia faba* в отношении предметов, прикрепленных к их кончикам. Но в настоящем случае возможно, что различие в степени сухости воздуха могло вызвать различие в результатах, полученных в два разных периода.

Наконец, только что приведенные факты относительно *Phaseolus multiflorus*, *Vicia faba* и *Avena sativa*, как нам кажется, показывают, что слой масла, покрывающий кончик корешка на протяжении $1^1/_2$—

2 мм, или повреждение кончика ляписом значительно уменьшают или даже совершенно уничтожают способность верхней части изгибаться к соседнему источнику влаги. Мы должны помнить, что часть, которая наиболее изгибается, лежит несколько выше смазанного или поврежденного прижиганием кончика и что быстрый рост этой части доказывает, что такая обработка кончиков ее не повреждает. В тех случаях, когда корешки со смазанными кончиками давали изгибы, возможно, что слой жира был недостаточно толст, чтобы полностью исключить влагу, или что недостаточно длинный участок был изолирован этим способом от действия влаги, или, в случае прижигания, поврежден. Если корешки со смазанными кончиками оставить расти в течение нескольких дней во влажном воздухе, то жир стягивается в тончайшие, соединенные в сеть ниточки и точки, между которыми остаются узкие, совершенно чистые участки поверхности. Вероятно, эти участки имеют способность поглощать влагу, и таким образом можно объяснить, почему через день или два некоторые из корешков со смазанными кончиками изгибались к ситу. В общем, мы можем сделать вывод, что чувствительность к различному содержанию влаги в воздухе с двух сторон от корешка сосредоточена в его кончике, откуда некоторое воздействие передается в верхнюю часть, заставляя ее изгибаться к источнику влаги. Следовательно, это движение представляет противоположность тому, которое вызывается прикреплением к одной стороне кончика тех или иных предметов, или срезанием тонких пластинок, или, наконец, легким прижиганием. В одной из следующих глав будет показано, что чувствительность к действию силы тяжести точно так же сосредоточена в кончике, так что именно кончик заставляет соседние с ним части горизонтально расположенного корешка изгибаться к центру земли.

Вторичные корешки становятся вертикально геотропическими вследствие разрушения или повреждения конечной части первичного корешка

Сакс показал, что на боковые, или вторичные, корешки боба и, вероятно, других растений, геотропизм оказывает специфическое действие, заставляя их расти горизонтально или с небольшим наклоном вниз. Далее, он установил* интересный факт, что если отрезать кончик первичного корешка, то один из ближайших вторичных корешков изменяет свою природу и растет отвесно вниз, заменяя таким образом первичный корень. Мы повторяли этот опыт, сажали бобы с ампутированными корешками в рыхлый торф и наблюдали результат, описанный Саксом. Но обыкновенно два или три вторичных корешка росли вертикально вниз. Мы также видоизменяли этот опыт, зажимая молодые корешки, немного выше их кончиков, между коленами U-образного куска толстой свинцовой проволоки. Зажатая часть таким образом расплющивалась и в дальнейшем уже не могла утолщаться путем роста. У пяти корешков, служивших контролем, были отрезаны кончики. Восемь корешков были зажаты; из них 2 были зажаты слишком сильно, отчего их кончики отмерли и отвалились; 2 были ущемлены недостаточно и не обнаружили заметной реакции; остальные 4 были ущемлены в достаточной степени, чтобы помешать росту конечной части, но в других отношениях они не казались поврежденными. Когда через 15 дней

* «Arbeiten Bot. Instituts, Würzburg», Heft IV, 1874, S. 622.

U-образные проволоки были удалены, часть ниже проволоки оказалась очень тонкой и легко отламывалась, между тем как расположенная выше была утолщена. И вот в этих четырех случаях один или несколько вторичных корешков, отходивших от утолщенной части как раз над проволокой, росли вертикально вниз. В лучшем случае первичный корешок (часть ниже проволоки у него имела $1^1/_2$ дюйма в длину) был несколько искривлен и не достигал и половины длины трех соседних вторичных корешков, которые росли вертикально или почти вертикально вниз. Некоторые из этих вторичных корешков соприкасались или сливались один с другим. Эти четыре случая показывают нам, что для приобретения вторичным корешком свойств первичного нет необходимости, чтобы последний был действительно ампутирован. Достаточно преградить поступление в него соков и направить их таким образом в соседние вторичные корешки. Таков, повидимому, наиболее очевидный результат ущемления первичного корешка между коленами U-образной проволоки.

Это изменение природы вторичных корешков представляет, по замечанию Сакса, очевидную аналогию тому, что наблюдается у древесных побегов, когда главная ось повреждена или уничтожена и замещается вслед за тем одним или несколькими боковыми побегами, начинающими расти вертикально, а не наклонно, как до тех пор. Но в этом последнем случае боковые побеги становятся апогеотропичными, между тем как боковые корешки становятся геотропичными. Мы, естественно, пришли к мысли, что в побегах действует та же причина, что и в корнях, а именно — усиленный приток сока в боковые побеги. Мы произвели несколько опытов с *Abies communis* и *pectinata*, ущемляя проволокой главный и все боковые побеги, за исключением одного. Но мы полагаем, что к моменту опыта они были слишком стары; кроме того, некоторые из них были ущемлены слишком сильно, другие же недостаточно. Удался только один опыт, а именно, с канадской пихтой. Главный побег не был убит, но его рост прекратился. При его основании находились расположенные кольцом три боковые ветви, из которых две были ущемлены, причем одна в результате оказалась убитой, третья же была оставлена нетронутой. Эти боковые ветви в день постановки опыта (14 июля) стояли под углом 8° выше горизонта. 8 сентября неущемленная ветвь поднялась на 35°, 4 октября на 46° и 26 января на 48° и, кроме того, она образовала слабый изгиб внутрь. Часть этого подъема на 48° может быть отнесена за счет обыкновенного роста, ибо ущемленная ветвь в течение того же периода поднялась на 12°. Таким образом, неущемленная ветвь 26 января находилась на 56° выше горизонта и отстояла от вертикали на 34°. Очевидно, что она была уже почти готова заместить медленно растущий ущемленный главный побег. Тем не менее результат этого опыта представляется нам все же несколько сомнительным, ибо впоследствии мы наблюдали у канадских пихт, обнаруживающих не вполне нормальный рост, что боковые ветви их у самой верхушки иногда значительно поднимаются, между тем как главный побег, повидимому, остается здоровым.

Самые разнообразные факторы заставляют нередко расти вертикально вверх побеги, которые в естественных условиях должны были бы расти горизонтально. Боковые ветви серебристой пихты (*A. pectinata*) часто поражаются грибком *Aecidium elatinum*, который заставляет ветвь разрастаться в овальное булавовидное вздутие, состоящее из твердой древесины. В одном из них мы насчитали 24 годичных кольца.

Согласно ДеБари,* когда мицелий проникает в начинающую удлиняться почку, развивающийся из нее побег растет вертикально вверх. Такие вертикальные побеги дают затем боковые и горизонтальные ветви и представляют тогда любопытное зрелище, как будто молодая пихта выросла из комка глины, окружающего веточку. Эти боковые ветви явно изменили свою природу и сделались апогеотропичными, ибо если бы они не были поражены Aecidium, они росли бы горизонтально подобно всем другим ветвям тех же боковых побегов. Это изменение едва ли может быть обусловлено усиленным притоком соков к органу; скорее следует допустить, что присутствие мицелия радикально изменило его природные свойства.

Согласно м-ру Михэн,** стебли трех видов Euphorbia и *Portulaca oleracea* «в нормальном состоянии являются простертыми или стелющимися», но пораженные Aecidium они «приобретают выпрямленный габитус». Д-р Шталь сообщает нам, что он знает несколько аналогичных случаев, которые, повидимому, имеют близкое отношение к тому, что наблюдается у Abies. Корневища *Sparganium ramosum* до значительной длины растут в почве горизонтально, являясь, следовательно, диагеотропичными. Однако Ф. Эльфвинг нашел, что если их культивировать в воде, то их кончики изгибаются вверх и они становятся апогеотропичными. Тот же результат наблюдался, когда стебель растения изгибали до излома, или даже просто сильно нагибали.***

До сих пор никто не пытался дать объяснение явлениям, подобным описанным выше, а именно росту вторичных корешков вертикально вниз и боковых побегов вертикально вверх после ампутации первичного корешка или главного побега. По нашему мнению, ключ к их пониманию дают следующие соображения. Во-первых, всякая причина, нарушающая нормальные свойства организма,**** может вызвать возвращение к свойствам предков. Таково, например, скрещивание двух различных рас или изменение условий, наступающее при одичании домашних животных. Однако случай, который касается нас ближе всего, это частое появление пелорических цветов на верхушке стебля или в центре соцветия — частях, которые, как полагают, получают больше всего сока; ибо когда неправильный цветок становится совершенно правильным, или пелорическим, то это, по крайней мере частично, можно приписать возвращению к первоначальному нормальному типу. Даже положение семени в конце коробочки дает иногда развивающемуся из него проростку тенденцию к возвращению в прежнее состояние. Во-вторых, возвращение в прежнее состояние часто происходит при посредстве почек, независимо от репродукции из семени, так что почка может вновь приобрести свойства, характерные для состояния, имев-

* См. его ценную статью в «Bot. Zeitung», 1867, S. 257, об этих уродливых образованиях, называемых по-немецки «Hexenbesen», т. е. «ведьмины метлы».

** «Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia», June 16th, 1874, and July 23rd, 1875.

*** См. интересную статью Ф. Эльфвинга в «Arbeiten Bot. Institut, in Würzburg», B. II, 1880, S. 489. Карл Краус (Triesdorf) еще раньше наблюдал («Flora», 1878, S. 324), что подземные побеги *Triticum repens* изгибаются вертикально вверх в случаях, когда их надземные части удаляются, а также когда корневища частично погружаются в воду.

**** Факты, на которых основаны следующие ниже заключения, приведены в «The variation of animals and plants under domestication», 2nd edit., 1875 [См. том IV наст. изд.]. О причинах, ведущих к возвращению к свойствам предков, см. том II, главу XII и главу XIV (стр. 59); о пелориях — главу XIII (стр. 32), а также стр. 337 об их положении на растении; о семенах — стр. 340; о возвращении к прежнему состоянию при помощи почек — том I, главу XI (стр. 438).

шего место много поколений тому назад. У животных возвращение к свойствам предков может происходить у отдельных индивидуумов с возрастом. Наконец, в-третьих, корешки, выходящие впервые из семени, всегда геотропичны, а перышки, или побеги, почти всегда апогеотропичны. Если теперь какая-либо причина, как усиленный приток сока или присутствие мицелия, изменяет нормальные свойства бокового побега или вторичного корешка, то он способен возвратиться в свое первобытное состояние, становясь соответственно апогеотропичным или геотропичным, и в результате начинает расти либо вертикально вверх, либо вниз. Возможно или даже вероятно, что эта тенденция к возвращению в прежнее состояние могла постепенно усиливаться, так как она, очевидно, полезна растению.

Краткий обзор главы

Часть или орган могут быть названы чувствительными, если их раздражение вызывает движение в соседней части. В этой главе было показано, что кончик корешка боба в этом смысле чувствителен к прикосновению всякого небольшого предмета, прикрепленного к нему с одной стороны шеллаком или гуммиарабиком, а также к легкому прикосновению сухим ляписом и к срезанию бритвой тонких пластинок ткани с одной стороны. Над корешками гороха ставились опыты с прикрепленными предметами и с прижиганием, и оба эти фактора оказывали действие. У *Phaseolus multiflorus* кончик оказался почти нечувствительным к маленьким картонным квадратикам, но был чувствителен к ляпису и к срезанию. Корешки *Tropaeolum* в высшей степени чувствительны к прикосновению. Такими же, насколько мы можем судить, были корешки *Gossypium herbaceum*, которые проявляли также несомненную чувствительность к ляпису. Кончики корешков *Cucurbita ovifera* точно так же были весьма чувствительны к ляпису, но лишь умеренно чувствительны к прикосновению. *Raphanus sativus* представлял случай, вызывавший некоторые сомнения. У Aesculus кончики были совершенно индифферентны к прикрепленным к ним предметам, но чувствительны к ляпису. Кончики у *Quercus robur* и *Zea mays* были весьма чувствительны к прикосновению, а у последней также и к ляпису. В некоторых из этих случаев различие в чувствительности кончика к прикосновению и к ляпису, по нашему мнению, было только видимым, ибо у Gossypium, Raphanus и Cucurbita кончик корня настолько нежен и гибок, что было очень трудно прикрепить к одной из его сторон какой-либо предмет. У корешков Aesculus кончики были совершенно нечувствительны к небольшим прикрепленным к ним предметам, но из этого факта не следует, что они оказались бы нечувствительными к несколько более сильному и продолжительному давлению, если бы это последнее можно было применить.

Своеобразная форма чувствительности, которую мы здесь рассматриваем, свойственна кончику корешка на протяжении от 1 до $1^1/_2$ мм. Когда эта часть раздражается прикосновением какого-либо предмета, ляписом или срезанием тонкой пластинки, соседняя верхняя часть корешка, длиною от 6 или 7 до 12 мм, побуждается к изгибу в сторону, противоположную той, которая подверглась раздражению. Очевидно, от верхушки вдоль корешка на указанное расстояние должно передаваться какое-то возбуждение. Вызванный таким образом изгиб обыкновенно является симметричным. Изгибающаяся часть в большинстве

случаев, повидимому, совпадает с местом наиболее быстрого роста. Кончик и базальная часть растут очень медленно и изгибаются незначительно.

Принимая во внимание весьма отдаленное друг от друга положение некоторых названных выше родов в системе растений, мы можем сделать заключение, что кончики корешков всех или почти всех растений обладают сходной чувствительностью и проводят раздражение, заставляющее верхнюю часть изгибаться. Что касается кончиков вторичных корешков, то наблюдения производились только над корешками *Vicia faba*, *Pisum sativum* и *Zea mays*, которые также оказались чувствительными.

Для того, чтобы эти движения могли происходить надлежащим образом, повидимому, необходимо, чтобы корешки росли с нормальной для них скоростью. Если они подвергаются действию высокой температуры и быстро растут, то, вероятно, либо их кончики теряют чувствительность, либо верхняя часть теряет способность изгибаться. То же самое происходит, повидимому, когда корешки растут очень медленно вследствие своей слабости или же вследствие слишком низкой температуры, а также если семена проращивать в середине зимы.

Корешки изгибаются иногда уже через 6—8 часов после раздражения кончика, и почти всегда в течение 24 часов, за исключением массивных корешков Aesculus. Изгиб часто достигает прямого угла, т. е. конечная часть изгибается вверх, пока кончик, изогнутый лишь незначительно, не принимает почти горизонтального положения. Иногда верхушка, под влиянием постоянного раздражения со стороны прикрепленного предмета, продолжает изгибаться вверх, пока не образует крючка, кончик которого направлен к зениту, или петли, или даже спирали. Через некоторое время корешок, повидимому, привыкает к раздражению, как это наблюдается у усиков, и начинает снова расти вниз, хотя кусочек картона или другой предмет остается прикрепленным к его кончику.

Очевидно, что маленький предмет, прикрепленный к свободному кончику вертикально свисающего корешка, не может оказывать никакого механического сопротивления его росту как целого, ибо этот предмет перемещается вниз по мере удлинения корешка, или вверх, если корешок изгибается вверх. Точно так же рост самого кончика не может встречать механических препятствий со стороны предмета, прикрепленного к нему гуммиарабиком, который все время остается совершенно мягким. Вес предмета, хотя бы и совершенно незначительный, противодействует изгибу вверх. Мы можем поэтому заключить, что движение является следствием раздражения, вызванного прикосновением. Однако прикосновение должно быть продолжительным, так как кончики 15 корешков, которые в течение короткого времени подвергались трению, не образовывали изгибов. Очевидно, здесь мы имеем случай специализированной чувствительности, подобной чувствительности железок Drosera, которые чрезвычайно чувствительны к легчайшему давлению, если оно продолжительно, и в то же время нечувствительны к двум или трем грубым прикосновениям.

Когда к кончику корешка слегка прикасаются с одной стороны сухим азотнокислым серебром, то это причиняет весьма легкое повреждение, а между тем близлежащая верхняя часть изгибается в сторону от прижженного места в большинстве случаев с большей точностью, чем от односторонне прикрепленного к кончику предмета. Здесь, очевидно,

причина, которая побуждает кончик передавать некоторое раздражение в прилегающую часть, заставляя ее изгибаться в сторону, заключается не просто в прикосновении, а в действии, вызванном прижиганием. Если одна сторона кончика сильно повреждена или убита прижиганием, то она перестает расти, между тем как противоположная сторона продолжает свой рост. В результате, сам кончик изгибается в направлении к поврежденной стороне и часто принимает форму крючка. Замечательно, что в этом случае близлежащая верхняя часть не изгибается. Раздражение слишком велико или шок слишком силен, чтобы соответствующее влияние могло быть передано от кончика. Совершенно аналогичные примеры мы находим у Drosera, Dionaea и Pinguicula, у которых слишком сильное раздражение не заставляет железки изгибаться, или две половинки листа закрываться, или край его заворачиваться внутрь.

Что касается степени чувствительности кончика к прикосновению в благоприятных условиях, то мы видели, что у *Vicia faba* маленький квадратик писчей бумаги, приклеенный шеллаком, оказывался достаточным, чтобы вызвать движение. В одном случае то же влияние оказал просто увлажненный квадратик золотобитной кишечной перепонки, однако он действовал очень медленно. Короткие кусочки щетинки умеренной толщины (результаты измерений были приведены), приклеенные гуммиарабиком, оказали действие только в трех опытах из одиннадцати, а бусинки засохшего шеллака весом менее $^1/_{200}$ грана оказали действие лишь в двух случаях из девяти. Таким образом, здесь мы почти достигли минимума необходимого раздражения. Следовательно, верхушка корня значительно менее чувствительна к давлению, чем железки Drosera, ибо на эти последние действуют гораздо более тонкие предметы, чем кусочки щетинки, и значительно более легкие, чем $^1/_{200}$ грана. Но наиболее интересное доказательство тонкой чувствительности корневой верхушки представляет ее способность различать одинаковые по величине квадратики картона и очень тонкой бумаги, прикрепленные на противоположных сторонах кончика, как это наблюдалось у корешков боба и дуба.

Если к кончикам горизонтально расположенных корешков боба с нижней их стороны приклеить картонные квадратики, то вызванное таким образом раздражение всегда преодолевается геотропизмом, который в этом случае действует при наиболее благоприятных для него условиях — под прямым углом к корешку. Однако, когда различные предметы прикреплялись к вертикально подвешенным корешкам какого-либо из названных выше родов, то это раздражение преодолевало геотропизм, действовавший вначале на корешок под острым углом. Таким образом, непосредственное раздражение со стороны прикрепленного предмета, усиленное его последействием, побеждало геотропизм и заставляло корешок изгибаться вверх до тех пор, пока кончик не оказывался иногда направленным к зениту. Мы должны, однако, допустить, что последействие раздражения, вызванного прикрепленным к корневой верхушке предметом, проявляется только после того, как началось движение. Кончики корешков гороха, повидимому, более чувствительны к прикосновению, чем кончики корешков боба, ибо когда они находились в горизонтальном положении с приклеенными к их нижним сторонам картонными квадратиками, то в некоторых случаях происходила весьма интересная борьба: то одна, то другая сила брала верх, хотя в конце концов победителем всегда выходил геотропизм.

Тем не менее, в двух случаях апикальная часть оказалась так сильно изогнутой вверх, что позже она образовала петлю. Следовательно, у гороха раздражение со стороны прикрепленного предмета и со стороны геотропизма, действующего под прямым углом к корешку, являются приблизительно уравновешенными силами. Весьма похожие результаты наблюдались на горизонтально расположенных корешках *Cucurbita ovifera*, когда их кончики подвергались с нижней стороны легкому прижиганию.

Наконец, координация различных движений, при помощи которых корешки оказываются способными выполнять свои функции, удивительно совершенна. В каком бы направлении ни вышел первичный корешок из семени, геотропизм ведет его отвесно вниз. Способность реагировать на действие силы тяжести сосредоточена в кончике. Но Сакс показал,* что вторичные корешки, т. е. корешки, отходящие от первичного, реагируют на действие геотропизма таким образом, что стремятся изогнуться вниз только наискось. Если бы они реагировали так же, как первичный корешок, то все корни проникали бы в почву плотным пучком. Мы видели, что если конец первичного корешка отрезан или поврежден, то соседние вторичные корешки становятся геотропичными и растут вертикально вниз. Эта способность часто должна оказывать растению большую услугу, когда первичный корешок поврежден личинками насекомых, роющими животными или благодаря какой-либо иной случайности. Корешки третьего порядка, отходящие от вторичных, не испытывают влияния геотропизма, по крайней мере у боба, и свободно разрастаются во всех направлениях. Благодаря такому способу роста различных корешков, они вместе со своими всасывающими волосками распределяются в окружающей почве, по замечанию Сакса, наиболее выгодно, получая возможность обыскивать всю ее наилучшим образом.

Как показано в последней главе, геотропизм заставляет первичный корешок изгибаться вниз с весьма незначительной силой, совершенно недостаточной для того, чтобы проникнуть в почву. Такое проникновение происходит благодаря тому, что заостренный кончик (защищенный корневым чехликом) испытывает давление сверху вследствие вытягивания в длину или роста конечной, негнущейся части, при содействии поперечного ее расширения, причем обе эти силы оказывают мощное действие. Необходимо, однако, чтобы сначала семена были тем или иным способом прижаты сверху. Когда они лежат на голой поверхности, они удерживаются на месте благодаря прикреплению корневых волосков к различным соседним предметам. Повидимому, это достигается путем превращения наружного слоя их оболочек в своего рода цемент. Однако многие семена оказываются прикрытыми сверху в результате различных случайных обстоятельств, или же они падают в трещины и дыры. Для некоторых семян оказывается достаточным их собственный вес.

Круговое нутационное движение конечной растущей части как первичных, так и вторичных корешков является настолько слабым, что оно очень мало может им помочь при проникании в почву, за исключением тех случаев, когда верхний слой ее очень мягок и влажен. Однако это движение должно оказывать им существенную помощь, если им случается пробиться наискось в трещины или в норки, прорытые земляными червями или личинками. Более того, это движение, в сочета-

* «Arbeiten Bot. Instituts, Würzburg», Heft IV, 1874, S. 605—631.

нии с чувствительностью кончика к прикосновению, несомненно, имеет весьма большое значение. А именно, так как кончик всегда стремится изогнуться в разные стороны, то он должен оказывать давление в различных направлениях и таким образом получает возможность различать более твердые, прилегающие к нему поверхности, от более мягких так же, как он различает приклеенные квадратики картона и тонкой бумаги. В результате он будет стремиться изогнуться в сторону от более твердой почвы и, таким образом, будет следовать по линиям наименьшего сопротивления. Это произойдет также при встрече с камнем или с корнем другого растения в почве, что беспрестанно должно случаться в действительности. Если бы кончик не был чувствителен и если бы он не побуждал верхнюю часть корня изгибаться в сторону, когда он упирается в почве под прямым углом в то или иное препятствие, то корень обязательно превратился бы в скрученную массу. Но в опытах с корешками, растущими вниз вдоль наклонных стеклянных пластинок, мы видели, что как только кончик касался кусочка дерева, приклеенного поперек пластинки, то вся апикальная растущая часть изгибалась в сторону, так что вскоре кончик располагался под прямым углом к своему прежнему направлению. То же самое должно случиться и при встрече с препятствием в почве, насколько это позволит давление окружающей корень земли. Для нас понятно также, почему толстые и мощные корешки, типа корешков Aesculus, наделены меньшей чувствительностью, чем более нежные: первые способны преодолевать то или иное незначительное препятствие просто силою своего роста.

Как только корешок, отклонившийся от своего естественного пути вниз вследствие встречи с каким-либо камнем или корнем, достигнет края препятствия, геотропизм снова заставит его расти прямо вниз. Но мы знаем, что геотропизм действует с очень малою силой, и здесь, как указал Сакс,* выступает на сцену другое превосходное приспособление. А именно, верхняя часть корешка, немного выше кончика, как мы видели, также чувствительна, и эта чувствительность заставляет корешок изгибаться, подобно усику, к предмету, который к нему прикасается, так что, когда он приходит в соприкосновение с краем препятствия, он начинает изгибаться вниз. Вызванный таким путем изгиб обычно бывает крутым и отличается в этом отношении от изгиба, индуцированного раздражением одной стороны кончика. Этот изгиб вниз совпадает с изгибом, обусловленным геотропизмом, и оба они содействуют возвращению корешка на его первоначальный путь.

Так как корешки чувствительны к одностороннему избытку влажности воздуха и изгибаются в соответственную сторону, то мы можем заключить, что они должны точно так же реагировать и на влажность почвы. Чувствительность к влажности сосредоточена в кончике, который и определяет изгиб верхней части. Эта способность отчасти, быть может, объясняет, почему дренажные трубы часто бывают сильно забиты корнями.

Рассматривая различные факты, приведенные в этой главе, мы видим, что путь корня в почве определяется чрезвычайно сложными и разнообразными факторами: геотропизмом, действующим различным образом на корешки первого, второго и третьего порядка, чувствительностью к прикосновению, неодинаковой по характеру в верхушке и в части, расположенной непосредственно над нею, и, повидимому, чув-

* «Arbeiten Bot. Inst., Würzburg», Heft III, S. 456.

ствительностью к изменениям влажности в различных частях почвы. Все эти различные стимулы к движению являются более мощными, чем геотропизм, когда последний действует наискось на корешок, отклонившийся от своего пути по вертикали вниз. Кроме того, корешки большинства растений изгибаются либо к свету, либо в противоположную сторону. Но так как корни обычно не подвергаются действию света, то сомнительно, имеет ли какое-либо значение для растения эта чувствительность, которая представляет собою, быть может, только косвенный результат высокой чувствительности корешков к другим стимулам. Направление, которое принимает верхушка в каждый из последовательных периодов роста корня, в конце концов определяет весь его путь. Поэтому в высшей степени важно, чтобы верхушка следовала по наиболее выгодному направлению. Таким образом, нам становится понятным, почему чувствительность к геотропизму, прикосновению и влажности сосредоточена в кончике и почему кончик определяет направление изгиба верхней растущей части в сторону от причины возбуждения или, напротив, по направлению к ней. Корешок можно сравнить с каким-нибудь роющим животным, вроде крота, которое стремится проникнуть в глубину почвы в отвесном направлении. Беспрерывно двигая своей головой из стороны в сторону, т. е. нутируя по кругу, оно почувствует каждый камень или другое препятствие, а также каждое различие в твердости почвы, и будет удаляться от этой стороны. Если земля с одной стороны более влажная, чем с другой, это животное будет поворачиваться туда, как к лучшему месту для охоты. Тем не менее, после каждой остановки, руководимое чувством силы тяжести, оно будет в состоянии снова продолжать свой путь вниз и зарываться на еще бóльшую глубину.

ГЛАВА IV

КРУГОВЫЕ НУТАЦИОННЫЕ ДВИЖЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ЧАСТЕЙ ВЗРОСЛОГО РАСТЕНИЯ

Круговая нутация стеблей: заключительные замечания о круговой нутации стеблей. — Круговая нутация столонов и польза, оказываемая ею при росте между стеблями окружающих растений. — Круговая нутация цветоносов. — Круговая нутация листьев двудольных растений. — Своеобразное колебательное движение листьев Dionaea. — Ночное поникание листьев Cannabis. — Листья голосемянных, однодольных, тайнобрачных. Заключительные замечания о круговой нутации листьев: обыкновенно они поднимаются вечером и опускаются утром.

В первой главе мы видели, что стебли всех проростков, независимо от того, являются ли они гипокотилями или эпикотилями, а также семядоли и корешки постоянно нутируют по кругу, т. е. сначала они растут на одной стороне, а затем на другой, причем такому росту, вероятно, предшествует усиление тургора клеток. Так как представлялось неправдоподобным, чтобы с возрастом растения изменяли характер своего роста, то мы считали вероятным, что различные органы всех растений во всех возрастах, пока они продолжают расти, должны нутировать по кругу, хотя, быть может, и в чрезвычайно малой степени. Так как для нас было важно установить, действительно ли это имеет место, то мы решили произвести тщательные наблюдения над определенным числом растений, отличающихся мощным ростом, относительно которых не было известно, совершают ли они какие-нибудь движения. Мы начали со стеблей. Наблюдения этого рода утомительны, и нам казалось достаточным произвести наблюдения над стеблями приблизительно у двадцати родов, относящихся к резко отличающимся одно от другого семействам и обитающих в различных странах. Было отобрано несколько растений, которые вследствие одеревенения или по другим причинам казались наименее способными нутировать по кругу. Наблюдения и диаграммы были выполнены по способу, описанному во вступлении. Растения в горшках находились при благоприятной температуре и на время наблюдений помещались в темноте или слабо освещались сверху. Они расположены в порядке, принятом Гукером в «System of Botany» [«Системе ботаники»], Лемау́ и Декеня. При названии семейства, к которому принадлежит каждый род, указывается его порядковый номер, так как это позволяет определить место каждого из них в системе.

(1). *Iberis umbellata* (Cruciferae, сем. 14). — Движение стебля молодого растения, высотою в 4 дюйма, состоявшего из четырех междоузлий (включая гипокотиль) и, кроме того, имевшего большую почку на верхушке, зарисовыва-

лось, как здесь показано, в течение 24 часов (рис. 70). Насколько мы могли судить, нутировали по кругу лишь самый верхний участок стебля длиною около дюйма и притом по простой траектории. Движение было медленное, и скорость в различное время весьма неодинаковая. Часть его пути, представляющая собою неправильный эллипс, или скорее треугольник, была пройдена в течение 6 часов 30 минут.



Рис. 70. *Iberis umbellata*

Круговая нутация стебля молодого растения, зарисованная от 8 часов 30 минут утра 13 сентября до того же часа следующего утра. Расстояние верхушки от горизонтальной стеклянной пластинки 7,6 дюйма. Диаграмма уменьшена до половины действительной величины. Движение показано здесь при увеличении в 4—5 раз.

(2). *Brassica oleracea* (Cruciferae). — Очень молодое растение с тремя листьями, наиболее длинный из которых имел в длину всего три четверти дюйма, было помещено под микроскоп с окулярным микрометром; оказалось, что верхушка самого большого листа находилась в постоянном движении. За 6 часов 20 минут она передвинулась на пять делений микрометра, т. е. на $^1/_{100}$ дюйма. Едва ли можно было сомневаться, что двигался главным образом стебель, ибо верхушка почти не выходила из фокуса, между тем как это происходило бы, если бы движение было ограничено листом, который движется вверх или вниз приблизительно в одной и той же вертикальной плоскости.

(3). *Linum usitatissimum* (Lineae, сем. 39). — Как указывает Фриц Мюллер («Jenaische Zeitschrift», B. V, S. 137), стебли этого растения, незадолго перед цветением, описывают круговые движения, т. е. нутируют по кругу.

(4). *Pelargonium zonale* (Geraniaceae, сем. 47). — Наблюдения производились обычным образом над молодым растением высотою в $7^1/_2$ дюймов; однако для того, чтобы видеть шарик на конце стеклянной нити и одновременно находящуюся за ним метку, оказалось необходимым срезать с одной стороны три листа. Мы не знаем, благодаря ли этому обстоятельству или же вследствие того, что растение уже до того изогнулось в одну сторону под влиянием гелиотропизма, но с утра 7 марта до 10 часов 30 минут 8 марта стебель двигался на значительном расстоянии по зигзагообразной линии в одном и том же общем направлении. В течение ночи 8-го он переместился на некоторое расстояние под прямым углом к своему прежнему пути и на следующее утро (9-го) некоторое время оставался почти в полном покое. В полдень 9-го был начат новый чертеж (см. рис. 71), который зарисовывался до 8 часов утра 11-го. Между полуднем 9-го и 5 часами дня 10-го (т. е. в течение 29 часов) стебель описал круг. Таким образом, это растение нутирует по кругу, но очень медленно и в незначительной степени.

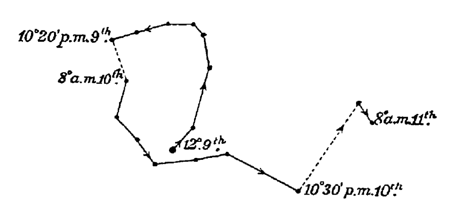


Рис. 71. *Pelargonium zonale*

Круговая нутация стебля молодого растения, слабо освещенного сверху. Движение шарика увеличено приблизительно в 11 раз; оно зарисовывалось на горизонтальной стеклянной пластинке от полудня 9 марта до 8 часов утра 11-го.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

(5). *Tropaeolum majus* (?) (карликовая разновидность, носящая название Tom Thumb) (Geraniaceae, сем. 47). — Виды этого рода лазят при помощи своих чувствительных черешков, но некоторые из них обвиваются также вокруг подпорок; но даже эти последние виды, пока остаются молодыми, не нутируют

по кругу заметным образом. Рассматриваемая здесь разновидность имела довольно толстый стебель и была настолько мала, что, повидимому, совсем не лазила. Поэтому мы хотели установить, нутировал ли по кругу стебель молодого растения, состоявшего всего из двух междоузлий общей длиною в 3,2 дюйма. Наблюдения над ним производились в течение 25 часов, и из рис. 72 мы видим, что стебель двигался по зигзагообразному пути, указывающему на круговую нутацию.

(6). *Trifolium resupinatum* (Leguminosae, сем. 75). — Когда мы будем рассматривать сон растений, мы увидим, что у некоторых родов Leguminosae, например Hedysarum, Mimosa, Melilotus и др., которые не отно-

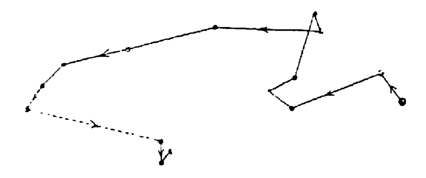


Рис. 72. *Tropaeolum majus* (?)

Круговая нутация стебля молодого растения от 9 часов утра 26 декабря до 10 часов утра 27-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение шарика увеличено приблизительно в 5 раз и здесь уменьшено до половины первоначальной величины.

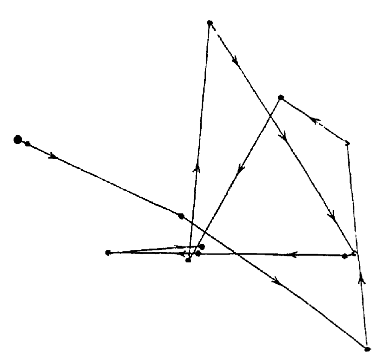


Рис. 73. *Trifolium resupinatum*

Круговая нутация стебля от 9 часов 30 минут утра до 4 часов 30 минут дня 3 ноября, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке при незначительном увеличении. Здесь уменьшено до половины первоначальной величины. Растение было слабо освещено сверху.

сятся к лазящим, стебли заметным образом нутируют по кругу. Здесь мы дадим всего один пример (рис. 73), показывающий круговую нутацию стебля крупного экземпляра клевера, *Trifolium resupinatum*. В течение 7 часов стебель восемь раз резко изменил свой путь и описал три неправильных круга или эллипса. Таким образом, он быстро нутировал по кругу. Некоторые линии пересекают одна другую под прямым углом.

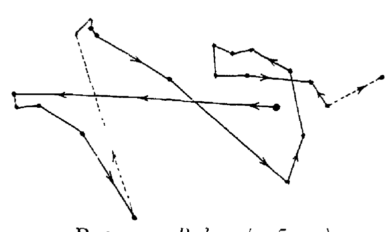


Рис. 74. *Rubus* (гибрид)

Круговая нутация стебля от 4 часов дня 14 марта до 8 часов 30 минут утра 16-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке при сильном увеличении. Здесь уменьшено до половины первоначальной величины. Растение было слабо освещено сверху.*

(7). *Rubus idaeus* (гибрид) (Rosaceae, сем. 76).— Так как у нас случайно оказался сильно растущий молодой экземпляр, 11 дюймов в высоту, выращенный из помеси между малиной (*Rubus idaeus*) и одним североамериканским видом Rubus, то над ним были произведены обычные наблюдения. В течение утра 14 марта стебель почти описал круг, а затем передвинулся далеко вправо. В 4 часа дня он повернул обратно, и тогда был начат новый чертеж, который зарисовывался в течение $40^1/_2$ часов и воспроизведен на рис. 74. Здесь мы имеем хорошо выраженную круговую нутацию.

(8). *Deutzia gracilis* (Saxifrageae, сем. 77). — Наблюдения производились над побегом куста около 18 дюймов высотою. В течение 10 часов 30 минут ша-

* [На рис. 74 стрелка между двумя предпоследними точками ошибочно направлена в сторону, противоположную движению. Эта ошибка английского оригинала, как и ошибки в некоторых других рисунках, нами не исправлена.— *Ред.*]

рик одиннадцать раз резко изменил свой путь (рис. 75), так что не могло быть сомнений в том, что стебель нутировал по кругу.

(9) *Fuchsia* (оранжерейная разновидность с большими цветами, вероятно, гибрид) (Onagrarieae, сем. 100).— Наблюдения производились над молодым растением, имевшим 15 дюймов в высоту, в течение приблизительно 48 часов. Прилагаемый рисунок (рис. 76) дает необходимые детали и показывает, что стебель нутировал по кругу, хотя и довольно медленно.

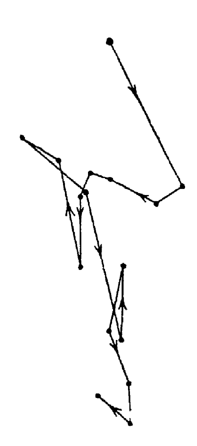


Рис. 75. *Deutzia gracilis*

Круговая нутация стебля, находившегося в темноте, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 30 минут утра до 7 часов вечера 20-го марта. Движение шарика первоначально было увеличено приблизительно в 20 раз, здесь уменьшено до половинного размера.

(10). *Cereus speciocissimus* (садовая разновидность, называемая иногда *Phyllocactus multiflorus*) (Cacteae, сем. 109). — Над этим растением, за несколько дней перед тем перенесенным из холодной оранжереи в теплицу и отличавшимся сильным ростом, мы производили наблюдения с особенным интересом, ибо казалось весьма мало вероятным, чтобы стебель нутировал по кругу. Ветки плоские или бичевидные, но некоторые из них бывают на поперечном разрезе треугольными с тремя вогнутыми сторонами. Для наблюдений была выбрана ветка этой последней формы, имевшая 9 дюймов в длину и $1^1/_2$ дюйма в диаметре, так как она казалась менее способной нутировать по кругу, чем бичевидная ветка. Движение шарика на конце стеклянной нити, прикрепленной к верхушке ветки, зарисовывалось (A, рис. 77) от 9 часов 23 минут утра до 4 часов 30 минут дня 23 ноября, и в течение этого времени ветвь шесть раз резко изменяла свой путь. 24-го был сделан другой чертеж (см. B), и в этот день шарик менял свой курс чаще, описав за 8 часов фигуры, которые можно рассматривать как четыре эллипса, длинные оси которых были направлены в разные стороны. Показаны также положение стебля и начало его пути на следующее утро. Не может быть сомнений, что эта ветка, хотя она и казалась совершенно негнущейся, нутировала по кругу; однако величина пройденного за это время пути была весьма незначительна, вероятно, меньше $^1/_{20}$ дюйма.

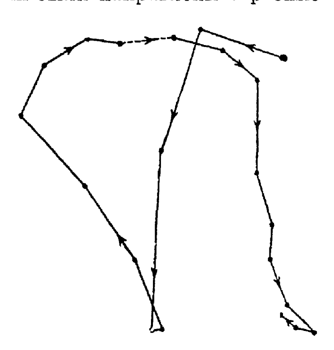


Рис. 76. *Fuchsia* (садовая разновидность)

Круговая нутация стебля, находившегося в темноте, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 30 минут утра до 7 часов вечера 20 марта. Движение шарика первоначально было увеличено приблизительно в 40 раз, здесь уменьшено до половинного размера.

(11). *Hedera helix* (Araliaceae, сем. 114).— Стебель известен своею афелиотропичностью; несколько проростков, растущих в горшке в оранжерее, в середине лета изогнулись от света под прямым углом. 2 сентября некоторые из этих стеблей были подвязаны таким образом, что находились в вертикальном положении, и были помещены перед северо-восточным окном. Но к нашему удивлению, они оказались теперь решительно гелиотропичными, ибо в течение 4 дней они изогнулись к свету, причем их путь, зарисованный на горизонтальной стеклянной пластинке, оказался сильно зигзагообразным. В течение 6 следующих дней они нутировали по кругу с небольшой скоростью и в пределах одного и того же небольшого пространства; однако

не могло быть сомнений относительно того, что это была круговая нутация. Растения все время находились перед окном точно на одном и том же месте, и спустя 15 дней над ними снова в течение 2 дней производились наблюдения и зарисовывались их движения, причем оказалось, что они продолжали нутировать по кругу, но в еще меньшей степени.

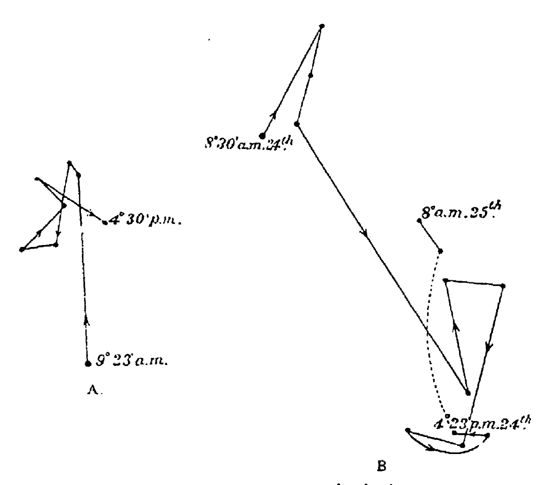


Рис. 77. *Cereus speciocissimus*

Круговая нутация стебля, освещенного сверху, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке, в A от 9 часов утра до 4 часов 30 минут дня 23 ноября и в B от 8 часов 30 минут утра 24-го до 8 часов утра 25-го. Движение шарика в B увеличено приблизительно в 38 раз.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

(12). *Gazania ringens* (Compositae, сем. 122). — Круговая нутация стебля молодого растения, которое при измерении имело 7 дюймов в длину до верхушки наиболее высоко расположенного листа, зарисовывалась в течение 33 часов и показана на приводимом рисунке (рис. 78). Здесь можно видеть, что две главные линии пересекают две других главных линии приблизительно под прямыми углами, но при этом они прерываются небольшими петлями.

(13). *Azalea Indica* (Ericineae, сем. 128). — Для наблюдения был взят куст высотою в 21 дюйм и, как показано на следующем рисунке (рис. 79), круговая нутация его главного побега зарисовывалась в течение 26 часов 40 минут.

(14). *Plumbago Capensis* (Plumbagineae, сем. 134). — Для наблюдения была взята небольшая боковая ветка, отходившая от высокого, растущего на свободе

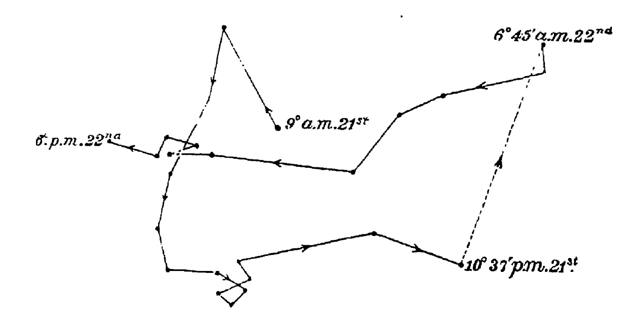


Рис. 78. *Gazania ringens*

Круговая нутация стебля, которая зарисовывалась от 9 часов утра 21 марта до 6 часов вечера 22-го; растение находилось в темноте. Движение шарика под конец наблюдений было увеличено в 34 раза, здесь же уменьшено до половины первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

куста под углом в 35° выше горизонта. В течение первых 11 часов она передвинулась на значительное расстояние по почти прямой линии в одну сторону, вероятно, благодаря тому, что предварительно, находясь в оранжерее, она откло-

нилась под влиянием света. В 7 часов 20 минут вечера 7 марта был начат новый чертеж, который зарисовывался в течение ближайших 43 часов 40 минут (см. рис. 80). В течение первых 2 часов ветвь двигалась приблизительно в том же направлении, что и первоначально, но затем в несколько ином. В течение

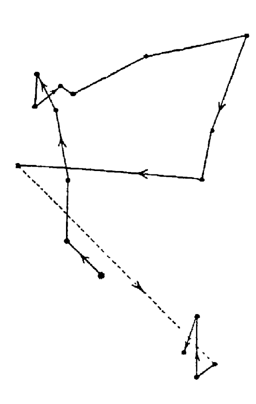


Рис. 79. *Azalea Indica*

Круговая нутация стебля, освещенного сверху, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 9 часов 30 минут утра 9 марта до 12 часов 10 минут дня 10-го. Однако утром 10-го, между 8 часами 30 минутами и 12 часами 10 минутами дня, включая оба эти часа, сделано только четыре отметки, так что в этой части диаграммы круговая нутация изображена неточно. Движение шарика увеличено здесь приблизительно в 30 раз.

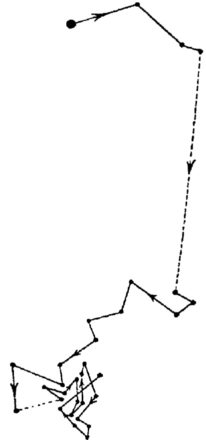


Рис. 80. *Plumbago Capensis*

Круговая нутация верхушки боковой веточки, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке от 7 часов 20 минут вечера 7 марта до 3 часов дня 9-го. Движение шарика увеличено в 13 раз. Растение было слабо освещено сверху.

ночи она двигалась почти под прямым углом к своему прежнему пути. На следующий день (8-го) движение происходило по сильно зигзагообразной линии, а 9-го ветвь описывала неправильные круги на небольшом пространстве. В 3 часа дня 9-го рисунок сделался настолько сложным, что нельзя было больше ставить новых точек. Но в течение вечера 9-го, всего дня 10-го и утра 11-го побег продолжал нутировать по кругу в пределах одного и того же небольшого пространства, имевшего в диаметре всего около $^1/_{26}$ дюйма (0,97 мм). Хотя эта ветка нутировала по кругу в весьма малой степени, все же она часто меняла свой путь. Следовало бы сильнее увеличивать движения.

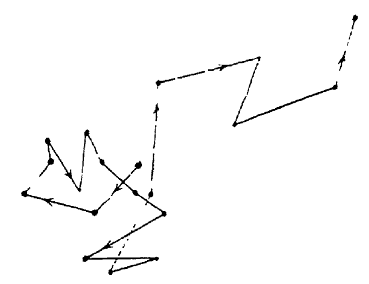


Рис. 81. *Aloysia citriodora*

Круговая нутация стебля, которая зарисовывалась от 8 часов 20 минут утра 22 марта до 4 часов дня 23-го. Растение находилось в темноте. Движение увеличено приблизительно в 40 раз.

(15). *Aloysia citriodora* (Verbenaceae, сем. 173). — Следующий рисунок (рис. 81) передает движения побега в течение 31 часа 40 минут и показывает, что он нутировал по кругу. Куст имел в высоту 15 дюймов.

(16). *Verbena melindres* (?) (травянистая разновидность с кроваво-красны-

ми цветами) (Verbenaceae). — Побег в 8 дюймов высотою был помещен горизонтально для наблюдений над его апогеотропической реакцией. Апикальная часть его выросла вертикально вверх на $1^1/_2$ дюйма. К верхушке была вертикально прикреплена стеклянная нить с шариком на конце, и ее движения зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке в течение 41 часа 30 минут (рис. 82). В этих условиях были показаны главным образом боковые движения; но так как линии, проходящие из стороны в сторону, не находятся на одном и том же уровне, то побег должен был двигаться в некоторой плоскости, расположенной под прямым углом к плоскости бокового движения, т. е. он должен был нутировать по кругу. На следующий день (6-го) побег в течение 16 часов четыре раза отклонялся вправо и четыре раза влево. Повидимому, это означает, что были описаны четыре эллипса, каждый в течение 4 часов.

(17). *Ceratophyllum demersum* (Ceratophylleae, сем. 220). — Интересное описание движений стебля этого водного растения опубликовал г. Э. Родье.* Дви-

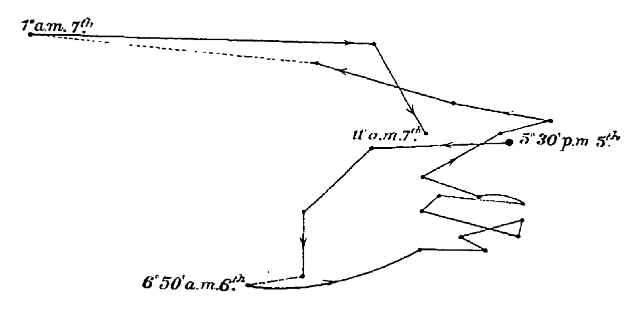


Рис. 82. *Verbena melindres*

Круговая нутация стебля в темноте от 5 часов 30 минут дня 5 июня до 11 часов утра 7 июня, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке. Движение шарика увеличено в 9 раз.

[*a.m.* — утра, *p.m.*—пополудни.]

жения ограничиваются молодыми междоузлиями и в нижних частях стебля становятся все более слабыми. Они необычайны по своей амплитуде. Иногда стебли в течение 6 часов перемещались на угол более 200°, а в одном случае за 3 часа передвинулись на 220°. Утром они обычно изгибались справа налево, а после полудня в противоположном направлении. Но иногда движение временно происходило в обратную сторону, или совершенно останавливалось. Свет на него не действовал. Повидимому, г. Родье не делал в горизонтальной плоскости диаграмм, которые представляли бы действительный путь, пройденный верхушкой; однако он говорит, что «ветки производили вокруг своих ростовых осей движения закручивания». На основании приведенных выше деталей, а также припоминая, что на примере вьющихся растений и усиков было показано, как трудно не принять по ошибке их изгибы во все стороны горизонта за настоящее закручивание, мы пришли к заключению, что стебли этого вида Ceratophyllum нутируют по кругу, описывая, вероятно, узкие эллипсы, каждый приблизительно в течение 26 часов. Однако следующее утверждение указывает, повидимому, на явление, несколько отличающееся от обычной круговой нутации, хотя мы не можем полностью его понять. Г. Родье говорит: «Il est alors facile de voir que le mouvement de flexion se produit *d'abord* dans les mérithalles supérieurs, qu'il se propage *ensuite*, en s'amoindrissant du *haut* en *bas*; tandis

* «Comptes Rendus», April 30, 1877. Еще одна заметка опубликована отдельным изданием в Бордо, 12 ноября 1877.

qu'au contraire le mouvement de *redressement* commence par la partie inférieure pour se terminer à la partie supérieure qui, quelquefois, peu de temps avant de se relever tout à fait, forme avec l'axe un angle très aigu». [«Далее легко видеть, что движение изгиба происходит *сначала* в верхних междоузлиях и *затем* распространяется, уменьшаясь *сверху вниз*, между тем как, наоборот, движение *выпрямления* начинается в нижней части и заканчивается в верхней, которая иногда, незадолго перед тем, как окончательно выпрямиться, образует с осью очень острый угол».]

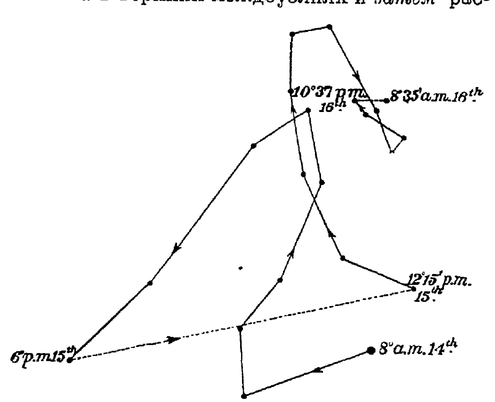


Рис. 83. *Lilium auratum*

Круговая нутация стебля в темноте от 8 часов утра 14 марта до 8 часов 35 минут утра 16-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Однако необходимо отметить, что между 6 часами вечера 14-го и 12 часами 15 минутами дня 15-го в наших наблюдениях был перерыв, и движения в течение этого промежутка времени продолжительностью в 18 часов 15 минут представлены длинной прерывистой линией. Диаграмма уменьшена до половины первоначального размера.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

(18). *Coniferae*.—Д-р Максвелл Мастерс указывает («Journal Linn. Soc.», Dec. 2nd, 1879), что главные побеги многих хвойных в течение периода своего активного роста обнаруживают весьма замечательные движения типа вращательной нутации, т. е. они нутируют по кругу. Можно быть уверенным, что при тщательных наблюдениях оказалось бы, что боковые побеги в процессе роста движутся таким же образом.

(19). *Lilium auratum* (сем. Liliaceae). — Круговая нутация стебля одного растения, имевшего 24 дюйма в высоту, изображена на приведенном рисунке (рис. 83).

(20). *Cyperus alternifolius* (сем. Cyperaceae). — Стеклянная нить с шариком на конце была прикреплена поперек верхушки молодого стебля, 10 дюймов в высоту, чуть ниже верхушечного пучка удлиненных листьев. 8 марта, между 12 часами 20 минутами и 7 часами 20 минутами вечера, стебель описал эллипс, открытый с одного конца. На следующий день был начат новый чертеж (рис. 84), который ясно показывает, что в течение 35 часов 15 минут стебель описал три неправильные фигуры.

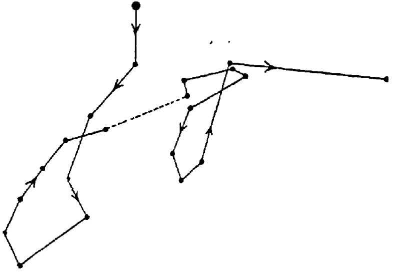


Рис. 84. *Cyperus alternifolius*

Круговая нутация стебля, освещенного сверху, от 9 часов 45 минут утра 9 марта до 9 часов вечера 10-го, зарисованная на горизонтальной стеклянной пластинке. Во время наблюдений стебель рос так быстро, что было невозможно определить, насколько были увеличены его движения на рисунке.

Заключительные замечания о круговой нутации стеблей. — Каждый, кто рассмотрит приведенные здесь рисунки и примет во внимание весьма различное положение описанных растений в системе, а также вспомнит при этом, что у нас есть достаточные основания полагать, что гипокотили и эпикотили всех проростков нутируют по кругу и что большое число растений, относящихся к самым разнообразным се-

мействам, обвиваются вокруг подпорок при помощи такого же движения, — тот, вероятно, сделает допущение, что при тщательном наблюдении растущие стебли всех растений могут оказаться в большей или меньшей степени нутирующими по кругу. Когда мы будем рассматривать сон и другие движения растений, мы попутно укажем много других примеров круговой нутации стеблей. Рассматривая диаграммы, мы должны помнить, что стебли всегда находились в состоянии роста, так что в каждом случае нутирующая по кругу верхушка, поднимаясь, описывала некоторого рода спираль. Точки обыкновенно отмечались на стеклянных пластинках через промежутки времени продолжительностью в час или полтора и затем соединялись прямыми линиями. Если бы метки делались через проме-

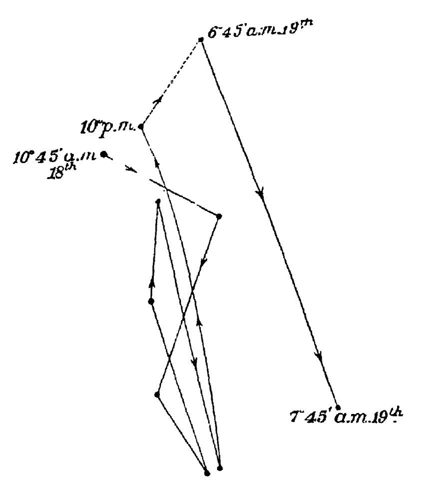


Рис. 85. *Fragaria*

Круговая нутация столона, находившегося в темноте, зарисованная на вертикальной стеклянной пластинке от 10 часов 45 минут утра 18 мая до 7 часов 45 минут утра 19-го.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

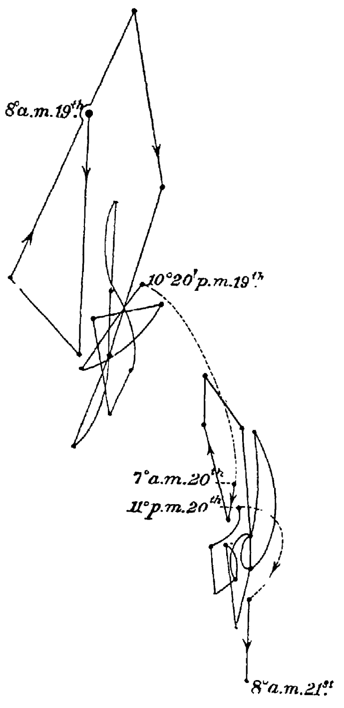


Рис. 86. *Fragaria*

Круговая нутация того же столона, что и на предыдущем рисунке; наблюдения велись тем же способом; зарисовано от 8 часов утра 19 мая до 8 часов утра 21-го.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

жутки в 2 или 3 минуты, то линии более приближались бы к кривым, как в случае следов, оставленных на закопченных стеклянных пластинках кончиками нутирующих по кругу корешков прорастающих растений. По форме диаграммы приближаются обыкновенно к ряду следующих друг за другом более или менее неправильных эллипсов или овалов, длинные оси которых в течение одного и того же дня или нескольких дней могут быть направлены в различные стороны горизонта. Поэтому стебли раньше или позже изгибаются во все стороны. Однако, изогнувшись в каком-либо одном направлении, стебель обыкновенно изгибается назад, сначала приблизительно, но не совсем, в обратном направлении. Это приводит к образованию эллипсов, обыкновенно узких, но не настолько, как эллипсы, описываемые столонами и листьями. С другой стороны, иногда фигуры приближаются

по форме к кругам. Какова бы ни была, однако, эта фигура, проходимый верхушкою путь часто прерывается зигзагами, небольшими треугольниками, петлями или эллипсами. В один день стебель может описать один большой эллипс, а на следующий — два. У различных растений сложность и скорость движения, а также длина пройденного при этом пути, весьма неодинаковы. Например, стебли Iberis и Azalea описали в течение 24 часов всего один большой эллипс, тогда как стебли Deutzia в течение $11^1/_2$ часов описали четыре или пять глубоких зигзагов или узких эллипсов, а стебли Trifolium за 7 часов три треугольных или четырехугольных фигуры.

Круговая нутация столонов, или ползучих побегов

Столоны состоят из сильно удлиненных гибких веточек, которые стелются по поверхности почвы и на некотором расстоянии от материнского растения образуют корешки. Поэтому по своей природе они гомологичны стеблям. К двадцати описанным выше случаям можно прибавить еще следующие три.

Fragaria (культурная садовая разновидность) (Rosaceae). — Растение, растущее в горшке, выпустило длинный столон. Его подперли палочкой, так что он выступал на несколько дюймов горизонтально. К верхушечной почке его, направленной несколько вверх, была прикреплена стеклянная нить с двумя крошечными бумажными треугольниками. Движения ее зарисовывались в течение 21 часа, как показано на рисунке 85. В течение первых 12 часов верхушка дважды двигалась вверх и дважды вниз по несколько зигзагообразным линиям и, несомненно, перемещалась таким же образом в течение ночи. На следующее утро, по истечении 20 часов, верхушка стояла лишь немного выше, чем вначале, и это показывает, что в течение этого времени столон не испытывал влияния геотропизма;* точно так же не заставил его изогнуться вниз и собственный вес.

На следующее утро (19-го) стеклянная нить была удалена и приклеена вновь чуть ниже почки, ибо казалось возможным, что круговая нутация конечной почки и близлежащей части столона могут быть различны. Затем движение зарисовывалось в течение двух следующих дней (рис. 86). В первый день нить в течение 14 часов 30 минут пять раз двигалась вверх и пять раз вниз и кроме того обнаруживала некоторое боковое движение. 20-го путь оказался еще более сложным и едва ли может быть воспроизведен на рисунке. В течение 16 часов нить двигалась по крайней мере пять раз вверх и пять раз вниз с очень слабым отклонением в стороны. Первая и последняя точки, отмеченные в этот второй день, а именно в 7 часов утра и в 11 часов вечера, находились в непосредственной близости, указывая, что столон не опускался и не поднимался. Тем не менее, если сравнить его положение утром 19-го и 21-го, видно, что столон опустился. Последнее может быть отнесено за счет медленного изгиба вниз под влиянием собственной тяжести или же вследствие геотропизма.

В течение части дня 20 мая был сделан прямоугольный чертеж при помощи деревянного куба, который прикладывали к вертикальной стеклянной пластинке так, чтобы верхушка столона в последовательные сроки приходилась на одной линии с краем куба, и каждый раз на пластинке отмечалась точка. Таким образом, этот чертеж давал довольно точное понятие о действительной длине пути, пройденного верхушкой. В течение 9 часов расстояние между крайними

* Д-р А. Б. Франк указывает («Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen», 1870, S. 20), что столоны этого растения испытывают влияние геотропизма, но лишь через значительный промежуток времени.

точками достигло 0,45 дюйма. Тем же методом было установлено, что между 7 часами утра 20-го и 8 часами утра 21-го верхушка передвинулась на расстояние 0,82 дюйма.

Более молодой и короткий столон был помещен на подпорках таким образом, что он был приподнят приблизительно на 45° выше горизонта, и его движения зарисовывались при помощи того же метода прямоугольников. В первый день верхушка вскоре поднялась выше поля зрения. На следующее утро она опустилась, и ее путь снова зарисовывался в течение 14 часов 30 минут (рис. 87). Длина пути как из стороны в сторону, так и вверх и вниз была почти одинакова, и в этом отношении движение заметно отличалось от движения в предыдущих случаях. Во вторую половину дня, а именно, между 3 часами дня и 10 часами 30 минутами вечера, действительное расстояние, пройденное верхушкой, равнялось 1,15 дюйма, а в течение всего дня, по крайней мере, 2,67 дюйма. Это расстояние приближается к тем, которые наблюдаются у некоторых вьющихся растений. Наблюдения над тем же столоном производились и на следующий день, и теперь он двигался несколько менее сложным образом, в плоскости, близкой к вертикальной. Наибольшая величина действительно пройденного пути составляла в одном направлении 1,55 дюйма и в другом, перпендикулярном к первому, 0,6 дюйма. Ни в один из этих дней столон не изгибался вниз вследствие геотропизма или своей собственной тяжести.

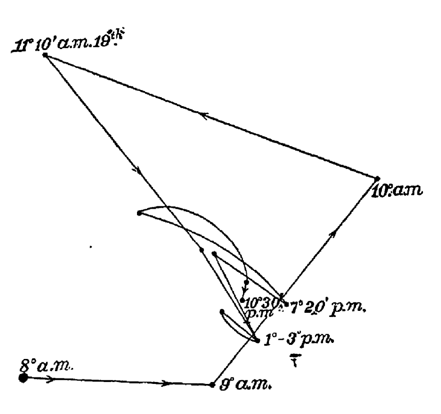


Рис. 87. *Fragaria*

Круговая нутация другого, более молодого столона, зарисованная от 8 часов утра до 10 часов 30 минут вечера. Рисунок уменьшен до половины первоначального размера.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Четыре столона, еще прикрепленные к растению, были помещены на влажном песке в глубине комнаты, причем их кончики были обращены к северо-восточным окнам. Они были помещены так потому, что, согласно де-Фризу,* на прямом солнечном свету они афелиотропичны, но мы не могли уловить какого-либо эффекта от указанной выше слабой степени освещения. Мы можем прибавить, что в другом случае, поздним летом, несколько столонов, помещенных в пасмурный день вертикально перед юго-западным окном, ясно изогнулись к свету и оказались, следовательно, гелиотропичными. Непосредственно перед кончиками лежавших столонов было воткнуто в песок много очень тонких палочек и сухих стеблей злаков, которые должны были представлять обычный в естественных условиях густой травостой окружающих растений. Это было сделано, чтобы проследить, как растущие столоны будут проходить между ними. Они делали это легко в течение 6 дней, и круговая нутация, по-видимому, облегчала им этот путь. Когда встречались палочки, стоявшие так тесно, что верхушки столонов не могли пройти между ними, то они поднимались и проходили сверху. Палочки и стебли были удалены после того, как прошли все четыре столона, из которых два приобрели волнообразно-изогнутую форму, а два оставались еще прямыми. Но к этому предмету мы возвратимся, когда будем говорить о Saxifraga.

* «Arbeiten Bot. Inst., Würzburg», 1872, S. 434.

Saxifraga sarmentosa (Saxifrageae). — Растение в подвешенном горшке выпустило длинные разветвленные столоны, которые свисали со всех сторон подобно нитям. Два из них были подвязаны так, что стояли вертикально, и их верхние концы постепенно изгибались вниз. но так медленно, в течение нескольких дней, что вероятно изгиб был обусловлен их весом, а не геотропизмом. Стеклянная нить с маленькими бумажными треугольниками была прикреплена к концу одного из этих столонов, имевшего в длину $17^1/_2$ дюймов и уже сильно изогнутого вниз но все еще выступавшего над горизонтом под довольно значительным углом. Он двигался лишь слегка: три раза из стороны в сторону и затем вверх. На следующий день движение было еще слабее. Так как этот столон имел настолько большую длину, что, по нашему предположению, рост его был уже почти закончен, то мы взяли другой, более толстый и короткий, а именно —$10^1/_2$ дюймов в длину. Он двигался сильно, главным образом вверх, и в течение дня изменил свой путь пять раз. Ночью он так сильно изогнулся вверх против действия силы тяжести, что движение нельзя было более зарисовывать на вертикальной стеклянной пластинке, вследствие чего была применена горизонтальная. За движением следили в течение ближайших 25 часов, и оно показано на рис. 88. В течение первых 15 часов были почти полностью описаны три неправильных эллипса, длинные оси которых были направлены в несколько различные стороны. Наибольшая действительная длина пути, пройденного кончиком в течение 25 часов, составляла 0,75 дюйма.

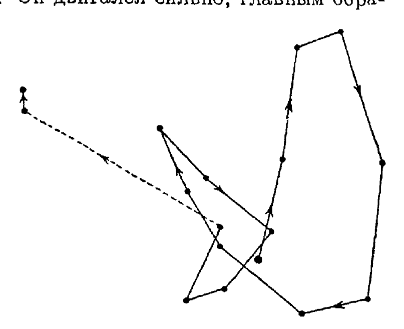


Рис. 88. *Saxifraga sarmentosa*

Круговая нутация наклонившегося столона от 7 часов 45 минут утра 18 апреля до 9 часов утра 19-го, зарисованная в темноте на горизонтальной стеклянной пластинке. Движение конца столона увеличено в 2,2 раза.

Несколько столонов были положены на ровную поверхность влажного песка так же, как в опыте с клубникой. Трение о песок не оказывало влияния на их круговую нутацию. Каких-либо следов чувствительности к прикосновению мы также не открыли. Чтобы проследить, как будут они вести себя в естественном состоянии, встретив в почве камень или иное препятствие, перед двумя тонкими боковыми веточками были вертикально воткнуты в песок короткие кусочки закопченного стекла высотою в дюйм. Верхушки веточек царапали закопченную поверхность в различных направлениях. Одна описала три восходящих и две нисходящих линии и кроме того одну приблизительно горизонтальную. Другая изогнулась в противоположную сторону от стекла; но, в конце концов, обе ветви перешли поверх стекла и продолжали свой первоначальный путь. Верхушка третьего толстого столона скользила по извилистой линии вверх по стеклу, отогнулась в сторону, а затем снова вошла с ним в соприкосновение. Потом она передвинулась вправо и, поднявшись, опустилась вертикально. В конце концов, вместо того чтобы пройти поверх стекла, она обогнула один из его концов сбоку.

После этого перед теми же двумя тонкими боковыми веточками было воткнуто в песок, довольно тесно одна возле другой, множество длинных булавок. Изгибаясь из стороны в сторону, эти веточки легко нашли свою дорогу между ними. Толстый же столон испытал значительную задержку: в одном месте он был принужден изогнуться под прямым углом к своему прежнему пути; в другом он не мог пройти между булавками, и задняя часть его изогнулась; тогда он изогнулся вверх и прошел через отверстие между верхними частями не-

скольких булавок, которые случайно оказались раздвинутыми; затем он спустился вниз и, наконец, вышел за пределы булавок. Этот столон сделался слегка извилистым, а в местах изгибов более толстым, чем в других, повидимому, вследствие временных перерывов в его росте в длину.

Cotyledon umbilicus (Crassulaceae). — Растение, растущее во влажном мхе, выпустило 2 столона длиною в 22 и в 20 дюймов. Один из них был помещен на подпорках, так что на протяжении $4^1/_2$ дюймов он был расположен по прямой и горизонтальной линии; движение верхушки зарисовывалось. Первая метка была сделана в 9 часов 10 минут утра; конечная часть скоро начала изгибаться вниз, что продолжалось до полудня. Поэтому сначала на стеклянной пластинке была вычерчена прямая линия, почти равная по длине всему приведенному здесь рисунку (рис 89), но верхняя часть этой линии не была скопирована в диаграмме. Изгиб произошел в середине предпоследнего междоузлия, причем его главная часть находилась на расстоянии $1^1/_4$ дюйма от верхушки. Повидимому, он был вызван не геотропизмом, а тяжестью конечной части, действовавшей на более гибкую часть междоузлия. После того как верхушка опускалась таким образом от 9 часов 10 минут до полудня, она передвинулась немного влево, а затем поднялась вверх и нутировала по кругу приблизительно в вертикальной плоскости до 10 часов 35 минут вечера. На следующий день (26-го) наблюдения производились от 6 часов 40 минут утра до 5 часов 20 минут дня, и за это время верхушка дважды двигалась вверх и дважды вниз. Утром 27-го верхушка находилась на той же высоте, как в 11 часов 30 минут утра 25-го. Не опускалась она также и 28-го, а продолжала нутировать по кругу приблизительно около одного и того же места.

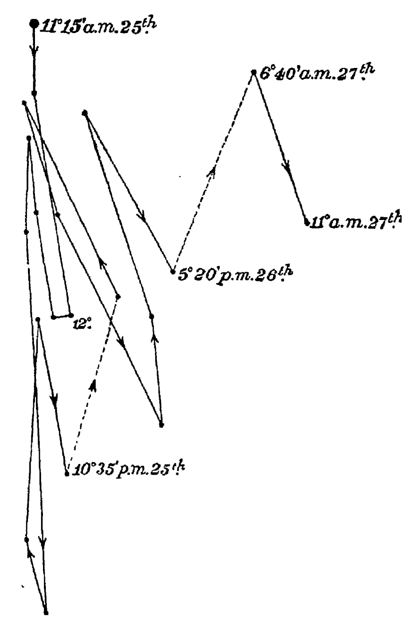


Рис. 89. *Cotyledon umbilicus*

Круговая нутация столона, зарисованная от 11 часов 15 минут утра 25 августа до 11 часов утра 27-го. Растение освещалось сверху. Конечное междоузлие имело в длину 0,25 дюйма, предпоследнее 2,25 и третье 3,0 дюйма в длину. Верхушка столона находилась на расстоянии 5,75 дюйма от вертикальной стеклянной пластинки, но невозможно было определить увеличение, так как длина нутировавшего по кругу участка междоузлия осталась неизвестной.

[*a.m.* —утра, *p.m.* — пополудни.]

Над другим столоном, похожим на первый почти во всех отношениях, наблюдения производились в течение тех же двух дней, причем свободным и в горизонтальном положении был оставлен конечный участок длиною всего только в 2 дюйма. 25-го от 9 часов 10 минут утра до 1 часа 30 минут дня он продолжал изгибаться прямо вниз, повидимому, вследствие своей тяжести (рис. 90), но позже, до 10 часов 35 минут, он двигался зигзагами. Этот факт заслуживает упоминания, ибо здесь мы, вероятно, видим результат соединенного действия изгиба вниз вследствие тяжести и круговой нутации. Однако, как можно видеть из приведенного рисунка и как это еще яснее видно из предыдущего опыта, в котором без подпорки был оставлен более длинный участок столона, последний не нутировал по кругу, когда начинал изгибаться вниз. На следующий день

(26-го) столон дважды перемещался вверх и дважды вниз, но все еще продолжал опускаться. Вечером и в течение ночи он по какой-то неизвестной причине передвигался в косом направлении.

Из этих трех примеров мы видим, что столоны, или стелющиеся побеги, нутируют по кругу весьма сложным образом. Линии обыкновенно вытянуты в вертикальной плоскости, что, вероятно, может быть отнесено за счет влияния тяжести не поддерживаемого подпорками конца столона; однако всегда наблюдается и некоторое, иногда значительное, боковое движение. Амплитуда круговой нутации настолько велика, что ее почти можно сравнить с круговой нутацией вьющихся растений. На основании приведенных выше наблюдений можно считать почти доказанным, что круговая нутация помогает столонам обходить препятствия, а также извиваться между стеблями окружающих растений. Если бы они не нутировали по кругу, то их верхушки при каждой встрече с препятствием на пути подвергались бы опасности согнуться; однако, нутируя по кругу, они легко избегают этих препятствий. Это должно давать растению значительное преимущество при распространении его побегами от материнской особи, но мы далеки от предположения, что эта способность могла быть приобретена столонами для указанной цели, ибо круговая нутация, повидимому, является универсальным свойством всех растущих частей растения; однако нет ничего невероятного в предположении, что амплитуда движения могла быть увеличена специально для этой цели.

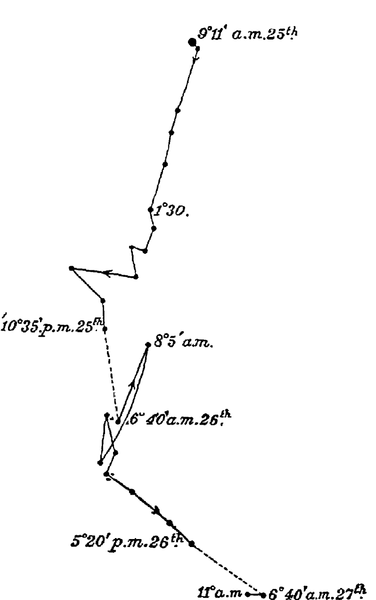


Рис. 90. *Cotyledon umbilicus*

Круговая нутация и нисходящее движение другого столона, от 9 часов 11 минут утра 25 августа до 11 часов утра 27-го, зарисованные на вертикальной стеклянной пластинке. Верхушка находилась вблизи пластинки, так что рисунок увеличен незначительно и здесь уменьшен до двух третей первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Круговая нутация цветоносов

Мы не считали необходимым производить специальные наблюдения над круговой нутацией цветоносов, являющихся по своей природе осевыми органами, подобно стеблям или столонам; однако некоторые наблюдения были произведены между прочим, когда мы уделяли наше внимание другим предметам, и результаты их мы хотим здесь кратко изложить. Некоторые наблюдения были сделаны также другими ботаниками. Эти данные, взятые вместе, делают достаточно вероятным, что все цветоносы во время роста нутируют по кругу.

Oxalis carnosa. — Цветонос, отходящий от толстого и деревянистого стебля этого растения, несет три или четыре цветоножки. Нить с маленькими бумажными треугольниками была прикреплена внутри чашечки стоявшего верти-

кально цветка. Его движения наблюдались в течение 48 часов; в течение первой половины этого времени цветок был полностью раскрыт, а во второй половине увял. Приведенный здесь рисунок (рис. 91) представляет собою 8 или 9 эллипсов. Хотя главный цветонос нутировал по кругу и в течение 24 часов описал один большой и два малых эллипса, но все же главное движение происходит в боковых цветоножках, которые в конце концов изгибаются вертикально вниз, как это будет показано в одной из следующих глав. Цветоножки *Oxalis acetosella* точно так же изгибаются вниз, а позже, когда коробочки почти созрели, — вверх, и это достигается путем кругового нутационного движения.

На приведенном здесь рисунке можно видеть, что цветоножка *O. carnosa* в течение двух дней нутировала по кругу приблизительно около одной и той же точки. С другой стороны, цветонос *O. sensitiva* при благоприятной темпера-

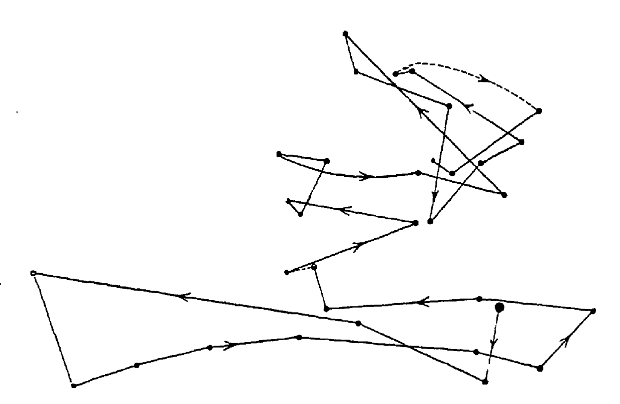


Рис. 91. *Oxalis carnosa*

Цветочный стебель, слабо освещенный сверху; его круговая нутация зарисовывалась от 9 часов утра 13 апреля до 9 часов утра 15-го. Верхушка цветка на 8 дюймов ниже горизонтальной стеклянной пластинки. Движение, вероятно, увеличено приблизительно в 6 раз.

туре обнаруживает сильно выраженное суточное периодическое изменение своего положения. В середине дня он стоит вертикально вверх или под большим углом; после полудня он опускается, а вечером принимает горизонтальное или почти горизонтальное положение, поднимаясь снова ночью. Это движение продолжается от периода, когда цветы в бутонах, до того времени, когда, как мы полагаем, созревают коробочки. Его следует, вероятно, отнести к так называемым движениям сна у растений. Движение не зарисовывалось, но в течение одного целого дня последовательно измерялись углы, и оказалось, что цветоножка не двигалась беспрерывно, а колебалась вверх и вниз. Отсюда мы можем заключить, что она нутировала по кругу. При основании цветоножки большое количество маленьких клеточек образует хорошо развитую подушечку, окрашенную снаружи в пурпуровый цвет и покрытую волосками. Ни у одного другого рода, насколько нам известно, нет цветоножки, имеющей подушечку. Цветоножка *O. Ortegesii* двигалась иным образом, чем цветоножка *O. sensitiva*, ибо в середине дня она составляла с горизонтом меньший угол, чем утром или вечером. К 10 часам 20 минутам вечера она сильно поднялась, а в середине дня сильно колебалась вверх и вниз.

Trifolium subterraneum. — Нить была вертикально прикреплена к самой верхней части цветоноса молодой вертикальной цветочной головки (стебель растения был привязан к палочке), и ее движение зарисовывалось в течение

36 часов. За это время она описала (см. рис. 92) фигуру, представляющую четыре эллипса; но во второй половине этого периода цветонос начал наклоняться вниз и после 10 часов 30 минут вечера 24-го он изгибался вниз так быстро, что к 6 часам 45 минутам утра 25-го находился всего на 19° выше горизонта. Он продолжал нутировать по кругу приблизительно в том же положении в течение двух дней. Даже после того как цветочные головки зарылись в почву, они продолжали нутировать по кругу, как будет показано позже. В следующей главе будет также показано, что цветоножки отдельных цветков *Trifolium repens* в течение нескольких дней весьма сложным образом нутируют по кругу. Я могу прибавить, что плодоножка *Arachis hypogaea*, которая по виду совершенно напоминает цветоножку, нутирует по кругу, когда растет вертикально вниз, чтобы зарыть молодой боб в землю.

Движение цветков *Cyclamen Persicum* не наблюдалось, но во время роста коробочки цветоножка сильно увеличивается в длину и, нутируя по кругу, наклоняется вниз. Над молодой цветоножкой *Maurandia semperflorens*, имевшей $1^1/_2$ дюйма в длину, производились тщательные наблюдения в течение целого дня; она описала $4^1/_2$ узких, вертикальных, неправильных и коротких эллипса, в среднем каждый в течение 2 часов 25 минут. Соседняя цветоножка описала в течение того же времени похожие эллипсы, хотя и в меньшем числе. * По данным Сакса, ** цветоножки многих растений, например, *Brassica napus*, пока они растут, вращаются, т. е. нутируют по кругу. Цветоносы *Allium porrum* изгибаются из стороны в сторону, и если бы это движение было зарисовано на горизонтальной стеклянной пластинке, то, несомненно, получились бы эллипсы. Фриц Мюллер описал *** самопроизвольное вращательное движение цветоносов Alisma, которое он сравнивает с движениями лазящих растений.

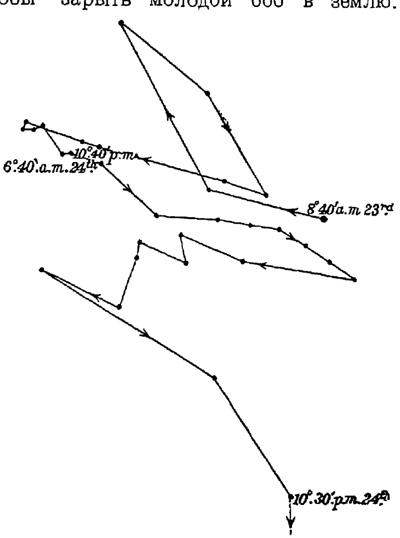


Рис. 92. *Trifolium subterraneum*

Главная цветоножка, освещенная сверху; круговая нутация зарисовывалась на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов утра 23 июля до 10 часов 30 минут вечера 24-го.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Мы не производили никаких наблюдений над движениями различных частей цветка. Однако Моррен наблюдал **** у тычинок Sparmannia и Cereus «frémissement spontané» [«самопроизвольное дрожание»], которое, как можно предположить, является круговым нутационным движением. Круговая нутация гиностемия у Stylidium, описанная Гадом, ***** весьма замечательна и, повидимому, способствует оплодотворению цветков. Самопроизвольно двигаясь, гино-

* «Движения и повадки лазящих растений» [см. этот том, стр. 80].

** «Text-Book of Botany», 1875, p. 766. Линней и Тревиранус (как указывает Пфеффер, «Die periodischen Bewegungen», etc, S. 162) утверждают, что цветоножки многих растений ночью и днем принимают различное положение, а в главе о сне растений мы увидим, что это предполагает наличие круговой нутации.

*** «Jenaische Zeitschr.», B. V, S. 133.

**** «N. Mem. de l'Acad. R. de Bruxelles», tome XIV, 1841, p. 3.

***** «Sitzungsbericht des Bot. Vereins der P. Brandenburg», XXI, S. 84.

стемий приходит в соприкосновение с липкой губой, к которой и прилипает, оставаясь в таком положении, пока не будет освобожден возрастающим напряжением частей или же прикосновением.

Мы видели, таким образом, что цветоносы и цветоножки растений, принадлежащих к таким резко отличающимся друг от друга семействам, как Cruciferae, Oxalidae, Leguminosae, Primulaceae, Scrophularineae, Alismaceae и Liliaceae, нутируют по кругу и что имеются указания на существование такого же движения во многих других семействах. Имея перед собой эти факты и учитывая, что усики значительного числа растений представляют собой видоизмененные цветоносы, мы можем без особого сомнения допустить, что все растущие цветоносы нутируют по кругу.

Круговая нутация листьев: двудольные

Многие выдающиеся ботаники, Гофмейстер, Сакс, Пфеффер, де Фриз, Баталин, Миллярде и др., наблюдали, — некоторые из них с величайшей тщательностью, — периодические движения листьев; однако их внимание было обращено главным образом, хотя и не исключительно, на листья, которые движутся в значительной степени и о которых обыкновенно говорят, что они спят ночью. По соображениям, которые будут указаны позже, растения этого рода отсюда исключены, и о них мы будем говорить отдельно. Так как нам хотелось установить, все ли молодые и растущие листья нутируют по кругу, то мы считали достаточным произвести наблюдения над 30—40 родами, далеко отстоящими один от другого в системе растений, выбравши несколько необычных и других форм из числа древесных растений. Все растения были здоровы и росли в горшках. Они освещались сверху, но, быть может, свет не всегда был достаточно ярок, так как многие из них наблюдались при освещении через потолочное окно. За исключением немногих специальных случаев, к листьям прикреплялась тонкая стеклянная нить с двумя маленькими бумажными треугольниками, и движения их зарисовывались на вертикальных стеклянных пластинках (если нет других указаний) по описанному уже способу. Напомню, что прерывистые линии представляют собою ночной путь. Стебель всегда привязывался к палочке непосредственно под основанием листа, над которым производились наблюдения. Порядок видов, с указанием номера семейства, тот же, что и в опытах со стеблями.

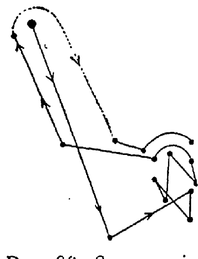


Рис. 93. *Sarracenia purpurea*

Круговая нутация молодого кувшинчика, зарисованная от 8 часов утра 3 июля до 10 часов 15 минут 4-го. Температура 17—18° C. Верхушка кувшинчика находилась на расстоянии 20 дюймов от стеклянной пластинки, так что движение было сильно увеличено.

(1). *Sarracenia purpurea* (Sarraceneae, сем. 11). — К молодому листу, или кувшинчику, высотою в $8^1/_2$ дюймов, с раздувшимся пузырьком, но с закрытой еще крышечкой, была приклеена нить поперек верхушки; наблюдения велись в течение 48 часов, и в течение всего этого времени лист нутировал по кругу приблизительно одним и тем же способом, но в весьма слабой степени. Приведенный чертеж (рис. 93) относится лишь к движениям в течение первых 26 часов.

(2). *Glaucium luteum* (Papaveraceae, сем. 12). — На молодом растении, несущем только 8 листьев, нить была прикреплена к наиболее молодому листу, имевшему в длину, включая черешок, 3 дюйма. Круговое нутационное дви-

жение зарисовывалось в течение 47 часов. В течение обоих дней лист опускался, начиная с 7 часов утра приблизительно до 11 часов утра, а затем, в течение остальной части дня и первой половины ночи, слегка поднимался. В течение второй половины ночи он сильно опускался. В течение второго дня он поднимался не так сильно, как в течение первого, а во вторую ночь опускался значительно ниже, чем в первую. Это различие, вероятно, было обусловлено недостаточным освещением сверху в течение двух дней наблюдения. Путь листа в течение двух дней показан на рис. 94.

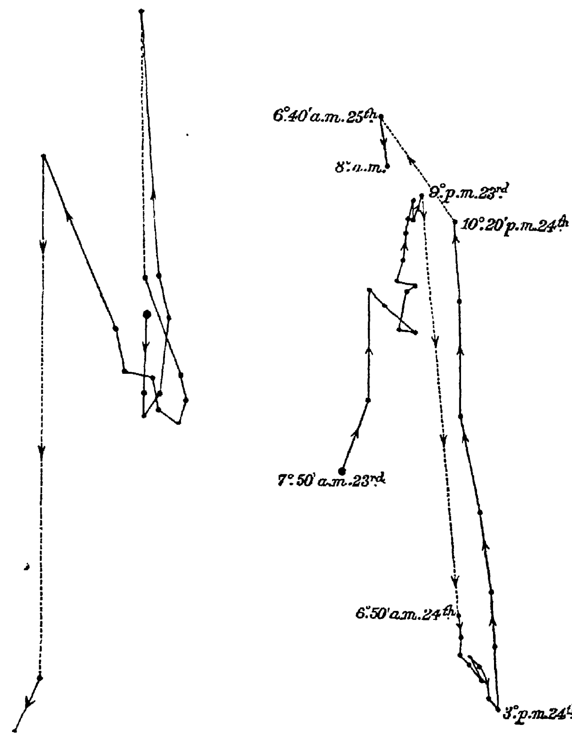


Рис. 94. *Glaucium luteum*

Круговая нутация молодого листа, зарисованная от 9 часов 30 минут утра 14 июня до 8 часов 30 минут утра 16-го. Рисунок увеличен не сильно, так как верхушка листа отстояла от стеклянной пластинки всего на $5^1/_2$ дюймов.

Рис. 95. *Crambe maritima*

Круговая нутация листа, измененная вследствие недостаточного освещения сверху, зарисованная от 7 часов 50 минут утра 23 июня до 8 часов утра 25-го. Верхушка листа — на расстоянии $15^1/_4$ дюймов от вертикальной стеклянной пластинки, так что чертеж был сильно увеличен, но здесь он уменьшен до одной четверти первоначальной величины.

[*a.m.*—утра, *p.m.*—пополудни.]

(3). *Crambe maritima* (Cruciferae, сем. 14). — Сначала наблюдения велись над листом в $9^1/_2$ дюймов длиною на растении, не отличавшемся сильным ростом. Верхушка листа находилась в постоянном движении, но так как оно было весьма незначительно, то его едва ли можно было зарисовать. Однако в течение 14 часов верхушка наверное меняла свой путь по крайней мере 6 раз. Затем было взято более сильное молодое растение, несущее только 4 листа, и нить была прикреплена к средней жилке третьего листа от основания,

который вместе с черешком имел в длину 5 дюймов. Лист стоял почти вертикально вверх, но кончик был отогнут, так что нить была расположена почти горизонтально, и движения ее зарисовывались, как показано на приводимом рисунке (рис. 95), на вертикальной стеклянной пластинке в течение 48 часов. Здесь мы ясно видим, что лист беспрерывно нутировал по кругу, однако правильная периодичность его движений была нарушена вследствие тусклого освещения сверху через двойное потолочное окно. Мы делаем такое заключение, ибо у двух листьев растений, росших на дворе, при измерении углов, которые они составляли с горизонтом в середине дня и около 9—10 часов вечера, оказалось, что вечером они поднимались выше своего дневного положения в среднем на 9°, а на следующее утро опускались до своего прежнего уровня. Из диаграммы же можно видеть, что в течение второй ночи лист поднимался, так что в 6 часов 40 минут утра он стоял выше, чем в 10 часов 20 минут накануне вечером; это как раз и можно объяснить приспособлением листа к тусклому свету, падавшему исключительно сверху.

(4). *Brassica oleracea* (Cruciferae). — Гофмейстер и Баталин * утверждают, что листья капусты поднимаются ночью и опускаются днем. Мы покрывали молодое растение, имевшее 8 листьев, большим стеклянным колоколом и помещали его по отношению к свету в то же положение, в котором он находился долгое время; на расстоянии 0,4 дюйма от кончика молодого листа, имевшего приблизительно 4 дюйма в длину, была прикреплена нить. Затем движения листа зарисовывались в течение трех дней, но чертеж не стоит того, чтобы его здесь приводить. Лист опускался целое утро и поднимался вечером и в течение первой половины ночи. Восходящие и нисходящие линии не совпадают, так что каждые 24 часа образовывался один неправильный эллипс. Базальная часть средней жилки не двигалась, что было установлено измерением в последовательные периоды угла, который она составляла с горизонтом. Следовательно, движение было ограничено конечным участком листа, который в течение 24 часов переместился на 11°. Расстояние, пройденное кончиком вверх и вниз, составляло от 0,8 до 0,9 дюйма.

С целью выяснить влияние темноты нить была прикреплена к листу в $5^1/_2$ дюймов длиною на растении, которое после образования головки развило стебель. Лист стоял под углом 44° выше горизонта, и движения его зарисовывались через каждый час на вертикальной стеклянной пластинке при свете восковой свечи. В течение первого дня лист поднимался по слегка зигзагообразной линии от 8 часов утра до 10 часов 40 минут вечера, причем действительное расстояние, пройденное кончиком, составляло 0,67 дюйма. Ночью лист опускался, между тем как он должен был бы подниматься, а к 7 часам следующего утра опустился на 0,23 дюйма и продолжал опускаться до 9 часов 40 минут утра. Затем он поднимался до 10 часов 50 минут вечера, но подъем был прерван одним значительным колебанием, а именно, опусканием и обратным подъемом. Во вторую ночь он снова опустился, однако, лишь на очень короткое расстояние, а на следующее утро снова поднялся на такое же небольшое расстояние. Таким образом, нормальный путь листа был сильно нарушен или, вернее, совершенно извращен отсутствием света. Точно так же сильно уменьшилась амплитуда движений.

Мы можем прибавить, что, по данным м-ра А. Стефен Уильсона, ** молодые листья шведской репы, являющейся гибридом между *B. oleracea* и *B. rapa*, вечером сближаются один с другим так сильно, что «ширина растения, изме-

* «Flora», 1873, S. 437.

** «Trans. Bot. Soc. Edinburgh», vol. XIII, p. 32. По вопросу о происхождении шведской репы см. D a r w i n, «Animals and Plants under Domestication», 2nd edit., vol. I, p. 344. [См. наст. издание, том IV, глава IX.]

ренная в горизонтальной плоскости, уменьшается приблизительно на 30% по сравнению с его шириной днем». Следовательно, ночью листья должны значительно подниматься.

(5). *Dianthus caryophillus* (Caryophylleae, сем. 26). — Для наблюдений был взят конечный побег молодого растения, отличавшегося очень сильным

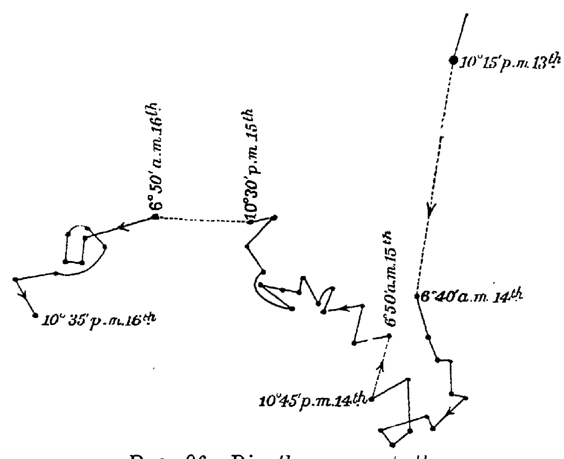


Рис. 96. *Dianthus caryophyllus*

Круговая нутация молодого листа, зарисованная от 10 часов 15 минут вечера 13 июня до 10 часов 35 минут вечера 16-го. Под конец наших наблюдений верхушка листа отстояла от вертикальной стеклянной пластинки на $8^3/_4$ дюйма, так что чертеж увеличен не сильно. Лист имел $5^1/_4$ дюймов в длину. Темп. $15^1/_2$—$17^1/_2$° С.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

ростом. Сначала молодые листья стояли вертикально вверх и тесно один возле другого, вскоре, однако, они изогнулись наружу и вниз, а во многих случаях одновременно несколько в сторону. К кончику молодого листа, наклоненного еще под большим углом, была прикреплена нить, и первая точка была отмечена на вертикальной стеклянной пластинке 13 июня в 8 часов 30 минут утра. Однако он изгибался вниз так быстро, что к 6 часам 40 минутам следующего утра стоял лишь немного выше горизонта. На рис. 96 длинная, слегка зигзагообразная линия, представляющая это быстрое нисходящее движение, не приведена. Но рисунок показывает весьма извилистый и зигзагообразный путь с несколькими петлями, пройденный в течение следующих $2^1/_2$ дней. Так как лист все время продолжал двигаться влево, то очевидно, что зигзагообразная линия представляет собою несколько круговых нутаций.

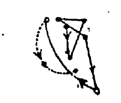


Рис. 97. *Camellia Japonica*

Круговая нутация листа, зарисованная от 6 часов 40 минут утра 14 июня до 6 часов 50 минут утра 15-го. Верхушка листа находилась на расстоянии 12 дюймов от вертикальной стеклянной пластинки, так что рисунок значительно увеличен. Температура 16—$16^1/_2$° С.

(6). *Camellia Japonica* (Camelliaceae, сем. 32).—К верхушке довольно молодого листа, имевшего вместе со своим черешком $2^3/_4$ дюйма в длину и сидевшего на боковой ветке высокого куста, была прикреплена нить. Этот лист был на 40° ниже горизонта. Так как он был толст и негибок, а черешок очень короток, то нельзя было ожидать большого движения. Тем не менее, в течение $11^1/_2$ часов кончик семь раз резко изменял свой путь, хотя двигался лишь на очень небольшом расстоянии. На следующий день движение

кончика зарисовывалось в течение 26 часов 20 минут (как показано на рис. 97) и имело приблизительно тот же характер, но было несколько менее сложно. Движение, повидимому, является периодическим, ибо оба дня в предполуденное время лист нутировал по кругу, после полудня опускался (в первый день до 3—4 часов дня, и на второй день до 6 часов вечера) и затем поднимался, чтобы опуститься опять в течение ночи или раннего утра.

В главе о сне растений мы увидим, что листья нескольких родов Malvaceae ночью опускаются, и так как затем они часто не принимают вертикального положения, особенно если днем не были хорошо освещены, то возможно, что некоторые из этих случаев следовало бы включить в настоящую главу.

(7). *Pelargonium zonale* (Geraniaceae, сем. 47). — Наблюдения велись обычным способом над молодым листом, в $1^1/_2$ дюйма шириной и с черешком

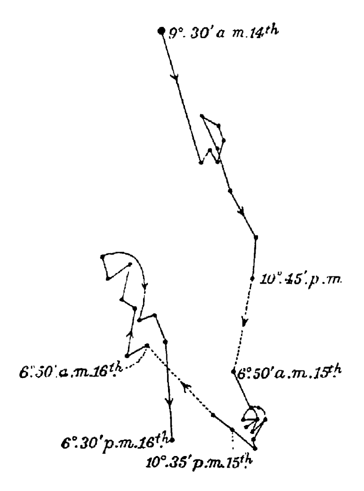


Рис. 98. *Pelargonium zonale*

Круговая нутация и движение вниз молодого листа; зарисовывались от 9 часов 30 минут утра 14 июня до 6 часов 30 минут вечера 16-го. Верхушка листа находилась в $10^1/_4$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки, так что рисунок увеличен умеренно. Темп. 15—$16^1/_2$° С.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

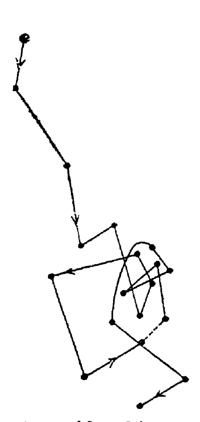


Рис. 99. *Cissus discolor*

Круговая нутация листа; зарисовывалась от 10 часов 35 минут утра 28 мая до 6 часов вечера 29-го. Верхушка листа находилась в $8^3/_4$ дюйма от вертикальной стеклянной пластинки.

длиной в 1 дюйм, на молодом растении в течение 61 часа; его движение показано на рисунке 98. В течение первого дня и ночи лист двигался вниз, но нутировал по кругу между 10 часами утра и 4 часами 30 минутами дня. На следующий день он опять опускался и опять поднимался, но между 10 часами утра и 6 часами пополудни он чрезвычайно слабо нутировал по кругу. На третий день круговая нутация была выражена более ясно.

(8). *Cissus discolor* (Ampelideae, сем. 67). — Наблюдения велись в течение 31 часа 30 минут над не вполне закончившим свой рост листом, третьим сверху, на одной из ветвей срезанного растения (см. рис. 99.) День был прохладный (15—16°С), и если бы растение находилось в теплице, то круговая нутация, хотя достаточно ясная и теперь, вероятно, была бы значительно более заметной.

(9). *Vicia faba* (Leguminosae, сем. 75).— У молодого листа, имевшего в длину от основания черешка до конца листочков 3,1 дюйма, к средней жилке одного

из двух крайних верхних листочков была прикреплена нить; движения зарисовывались в течение $5^1/_2$ часов. Все утро (2 июля) до 3 часов дня нить опускалась, а затем до 10 часов 35 минут вечера сильно поднималась; но в этот день подъем был настолько велик по сравнению с тем, который наблюдался впоследствии, что, вероятно, он был отчасти обусловлен освещением растения сверху. На рисунке (рис. 100) воспроизведена лишь последняя часть пути, пройденного 2 июля. На другой день (3 июля) утром лист снова опускался, затем заметным образом нутировал по кругу и поднимался до поздней ночи, но после 7 часов 15 минут вечера движение не зарисовывалось, так как нить достигла верхнего края стеклянной пластинки. Во вторую половину ночи, а также ранним утром лист опять опускался точно так же, как и раньше.

Рис. 100. *Vicia faba*

Круговая нутация листа; зарисовывалась от 7 часов 15 минут вечера 2 июля до 10 часов 15 минут утра 4-го. Верхушки двух конечных листочков находились в $7^1/_4$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Рисунок здесь уменьшен до двух третей первоначальной величины. Температура 17—18° С.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Рис. 101. *Vicia faba*

Круговая нутация одного из двух конечных листочков, причем главный корешок был привязан; зарисовывалась от 10 часов 40 минут утра 4 июля до 10 часов 30 минут утра 6-го. Верхушка листочка находилась в $6^5/_8$ дюйма от вертикальной стеклянной пластинки. Чертеж здесь уменьшен до половины первоначальной величины. Температура 16—18° С.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Так как вечерний подъем и опускание ранним утром были необычно велики, то в эти два периода был измерен угол, образуемый черешком с горизонтом, и оказалось, что между 12 часами 20 минутами дня и 10 часами 45 минутами вечера лист поднялся на 19°, а между 10 часами 45 минутами вечера и 10 часами 20 минутами следующего утра опустился на 23°30′.

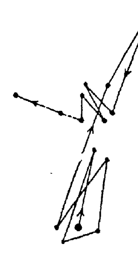


Рис. 102. *Acacia retinoides*

Круговая нутация молодого филлодия; зарисовывалась от 10 часов 45 минут утра 18 июля до 8 часов 15 минут утра 19-го. Верхушка филлодия находилась в 9 дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Темп. $16^1/_2$—$17^1/_2$°C.

Затем главный черешок был привязан к палочке как раз у основания двух крайних верхних листочков, имевших в длину 1,4 дюйма, и движения одного из них зарисовывались в течение 48 часов (см. рис. 101). Пройденный путь совершенно аналогичен пути целого листа. Зигзагообразная линия между 8 часами 30 минутами утра и 3 часами 30 минутами дня за вторые сутки представляет собою 5 небольших эллипсов, длинные оси которых направлены в разные стороны. Из этих наблюдений следует, что и всему листу и крайним его листочкам свойственно хорошо выраженное дневное периодическое движение, а именно вечерний подъем и опускание в конце ночи или ранним утром, между тем как в середине дня они обычно нутируют по кругу вокруг одного и того же небольшого пространства.

(10). *Acacia retinoides* (Leguminosae). — Движение молодого филлодия, имевшего в длину $2^3/_8$ дюйма и расположенного наклонно под значительным углом выше горизонта, зарисовывалось в течение 45 часов 30 минут, однако на приведенном здесь рисунке (рис. 102) его круговая нутация показана лишь в течение 21 часа 30 минут. В течение части этого времени (а именно 14 часов 30 минут) филлодий описал фигуру, представляющую 5 или 6 небольших эллипсов. Действительная величина пройденного пути составляла в вертикальном направлении 0,3 дюйма. Между 1 часом 30 минутами и 4 часами дня филлодий значительно поднялся, однако ни разу нельзя было заметить правильной периодичности движения.

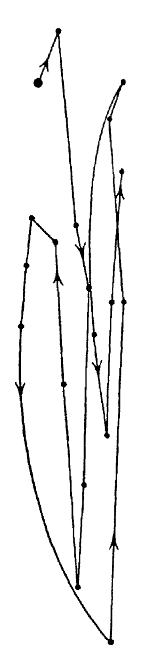


Рис. 103. *Lupinus speciosus*

Круговая нутация листа; зарисовывалась на вертикальной стеклянной пластинке от 10 часов 15 минут утра до 5 часов 45 минут вечера, т. е. в течение 6 часов 30 минут.

(11). *Lupinus speciosus* (Leguminosae). — Растения были выращены из семян, приобретенных под этим названием. Это один из видов этого большого рода, листья которого не спят ночью. Черешки поднимаются прямо из почвы и достигают 5—7 дюймов длины. К средней жилке одного из более длинных листочков была прикреплена нить; зарисовывалось движение целого листа, показанное на рис. 103. В течение 6 часов 30 минут нить четыре раза поднималась и три раза опускалась. Затем был начат новый (не приведенный здесь) рисунок, и в течение $12^1/_2$ часов лист восемь раз двигался вверх и семь раз вниз, описав за это время $7^1/_2$ эллипсов, что указывает на необычайную скорость движения. Затем верхушка черешка была привязана к палочке, и оказалось, что отдельные листочки беспрерывно нутируют по кругу.

(12). *Echeveria stolonifera* (Crassulaceae, сем. 84). — Более старые листья этого растения настолько толсты и мясисты, а молодые настолько коротки и широки, что возможность открыть какое-либо круговое нутационное движение казалась весьма мало вероятной. Нить была прикреплена к молодому, косо направленному вверх листу, имевшему 0,75 дюйма в длину и 0,28 дюйма в ширину и находившемуся на внешней стороне конечной розетки растения, которое отличалось очень сильным ростом. Как здесь показано (рис. 104), его движения зарисовывались в течение 3 дней. Движение было направлено главным образом

вверх, что можно приписать удлинению листа вследствие роста. Но мы видим, что линии сильно зигзагообразны и что иногда наблюдалась ясно выраженная круговая нутация, хотя и в очень малой степени.

(13). *Bryophyllum* (или *Calanchoe*) *calycinum* (Crassulaceae). — Дюваль-Жув («Bull. Soc. Bot. de France», Fev., 14, 1868) измерял расстояние между кончиками верхних пар листьев этого растения; его результаты приведены в помещенной ниже таблице. Следует указать, что измерения 2 декабря были сделаны на различных парах листьев:

	8 ч. утра	2 ч. дня	7 ч. вечера
16 ноября . . .	15 мм . . .	25 мм . . .	(?)
19 » . . .	48 » . . .	60 » . . .	48 мм
2 декабря . . .	22 » . . .	43 » . . .	28 »

Из этой таблицы мы видим, что в 2 часа дня листья стояли один от другого значительно дальше, чем в 8 часов утра или в 7 часов вечера, и это показывает, что вечером они немного поднимаются, а перед полуднем опускаются или раскрываются.

(14). *Drosera rotundifolia* (Droseraceae, сем. 85).— Движения молодого листа с длинным черешком, но неразвившимися еще щупальцами (или железистыми волосками) зарисовывались в течение 47 часов 15 минут. Рисунок (рис. 105) показывает, что лист сильно нутировал по кругу, главным образом в вертикальном направлении, описывая каждый день два эллипса. И в первый, и во второй день лист начинал опускаться после 12 или 1 часа дня и опускался всю ночь, в двух случаях, правда, на весьма неодинаковое расстояние. Поэтому мы думали, что движение является периодическим; но по наблюдениям над тремя другими листьями в течение нескольких следующих дней и ночей мы нашли, что это было ошибкой, и этот случай приводится только как предостережение. На третье утро упомянутый выше лист занимал почти в точности то же положение, что и в первое, а щупальца к этому времени настолько развились, что стояли под прямым углом к пластинке, или диску.

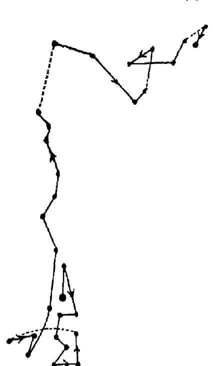


Рис. 104. *Echeveria stolonifera*

Круговая нутация листа; зарисовывалась от 8 часов 20 минут утра 25 июня до 8 часов 45 минут утра 28-го. Верхушка листа находилась в $12^1/_4$ дюймах от стеклянной пластинки, так что движение было сильно увеличено. Температура 23—$24^1/_2$° С.

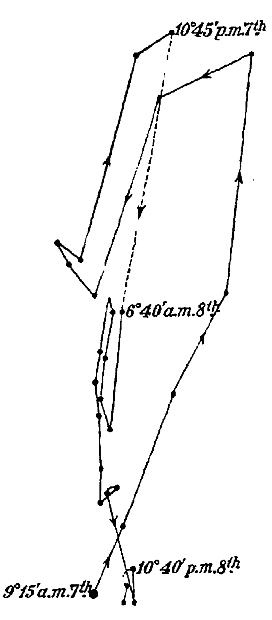


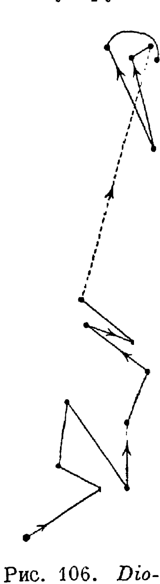
Рис. 105. *Drosera rotundifolia*

Круговая нутация молодого листа с нитью, прикрепленной к верхней стороне его пластинки; зарисовывалась от 9 часов 15 минут утра 7 июня до 8 часов 30 минут утра 9 июня. Рисунок уменьшен здесь до половины первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

По мере своего роста листья обыкновенно все больше и больше опускаются вниз. Движения одного довольно старого листа, железки которого еще обильно выделяли секрет, зарисовывалось 24 часа, в течение которых он продолжал немного опускаться по слегка зигзагообразной линии. На сле-

дующее утро, в 7 часов, на диск была помещена капля раствора углекислого аммония (2 грана на 1 унцию воды), вызвавшая почернение железок и изгиб многих щупалец. Вес капли сначала заставил лист немного опуститься, но немедленно после этого он начал подниматься по несколько зигзагообразному пути, что продолжалось до 3 часов дня. Затем, в течение 21 часа, лист в очень незначительной степени нутировал по кругу вокруг одного и того же места, а в течение следующих 21 часа он опускался по зигзагообразной линии приблизительно до того же уровня, на котором находился в момент применения аммония. За это время щупальца вновь раскрылись, а железки приняли свою прежнюю окраску. Мы узнаем таким образом, что старый лист в слабой степени нутирует по кругу, по крайней мере, в то время, как он поглощает углекислый аммоний. Вероятно, поглощение этого вещества может стимулировать рост и таким образом вновь возбуждать круговую нутацию. Был ли подъем стеклянной нити, прикрепленной к задней стороне листа, следствием легкого изгиба его краев, что представляет собою обыкновенное явление, или же результатом подъема черешка, мы не могли установить.


Рис. 106. *Dionaea muscipula*
Круговая нутация молодого раскрывающегося листа; зарисовывалась на горизонтальной стеклянной пластинке в темноте от полудня 24 сентября до 10 часов утра 25-го. Верхушка листа находилась в $13^1/_2$ дюймах от стеклянной пластинки, так что чертеж был значительно увеличен.

Чтобы узнать, нутируют ли по кругу щупальца или железистые волоски, задняя сторона молодого листа, внутренние щупальца которого были еще загнуты внутрь, была крепко приклеена шеллаком к плоской палочке, воткнутой в плотный влажный глинистый песок. Растение было помещено под микроскоп с удаленным предметным столиком и с окулярным микрометром, каждое деление которого равнялось $^1/_{500}$ дюйма. Следует указать, что по мере того как листья растут, щупальца внешних рядов изгибаются кнаружи и вниз, так что в конце концов они наклоняются значительно ниже горизонта. Для наблюдения было взято одно щупальце второго ряда от края, и оказалось, что оно движется со скоростью $^1/_{500}$ дюйма за 20 минут или $^1/_{100}$ дюйма за 1 час 40 минут. Но так как оно двигалось таким же образом из стороны в сторону на протяжении более $^1/_{500}$ дюйма, то это движение, вероятно, представляло собою видоизмененную круговую нутацию. Затем такие же наблюдения велись над щупальцем одного старого листа. Через 15 минут после помещения под микроскоп оно переместилось на расстояние около $^1/_{1000}$ дюйма. В течение ближайших $7^1/_2$ часов наблюдения были повторены еще несколько раз, и за все это время щупальце передвинулось еще только на $^1/_{1000}$ дюйма. Это небольшое движение могло быть обусловлено оседанием влажного песка (в котором находилось растение), хотя песок и был сильно утрамбован. Отсюда мы можем заключить, что более старые щупальца не нутируют по кругу. Однако наше щупальце обладало такою чувствительностью, что уже через 23 секунды после того, как к его железке только прикоснулись кусочком сырого мяса, оно начало загибаться внутрь. Этот факт имеет некоторое значение, так как он говорит, повидимому, за то, что изгиб щупалец под влиянием раздражения поглощенным животным веществом (и несомненно под влиянием раздражения от соприкосновения с каким-либо предметом) не обусловлен видоизмененной круговой нутацией.

(15). *Dionaea muscipula* (Droseraceae). — Следует предварительно заметить, что на очень ранней стадии развития обе половинки листа тесно прижаты одна

к другой. Сначала они направлены внутрь, к центру растения, но постепенно поднимаются вверх и вскоре стоят под прямым углом к черешку, а в конце концов составляют с ним почти прямую линию. К молодому листу, имевшему в длину вместе с черешком всего 1,2 дюйма, с внешней стороны была прикреплена нить вдоль средней жилки еще закрытых лопастей, составлявших с черешком прямой угол. Вечером этот лист в течение 2 часов описал эллипс. На следующий день (25 сентября) его движения зарисовывались в течение 22 часов, и на рис. 106 мы видим, что он двигался в одном и том же общем направлении, обусловленном выпрямлением листа, но по чрезвычайно зигзагообразной линии. Эта линия представляет несколько вытянутых или видоизмененных эллипсов. Следовательно, не подлежит сомнению, что этот молодой лист нутировал по кругу.

Затем, в течение 7 часов наблюдения велись над довольно старым горизонтально расположенным листом, к которому была прикреплена нить вдоль нижней стороны средней жилки. Он едва двигался, но когда прикоснулись к одному из его чувствительных волосков, то лопасти закрылись, хотя и не очень быстро. На стеклянной пластинке была сделана тогда новая точка, но в течение 14 часов 20 минут не было заметных изменений в положении нити. Отсюда мы можем заключить, что старый и лишь умеренно чувствительный лист не нути-



Рис. 107. *Dionaea muscipula*

Закрывание лопастей и круговая нутация вполне выросшего листа при поглощении им настойки из сырого мяса; зарисовывались в темноте, от 7 часов 15 минут вечера 24 сентября до 9 часов утра 26-го. Верхушка листа находилась в $8^1/_2$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Рисунок здесь уменьшен до двух третей первоначальной величины.

рует заметно по кругу. Однако мы скоро увидим, что из этого еще вовсе не следует, что такой лист абсолютно лишен способности к движениям. Мы можем далее сделать вывод, что раздражение прикосновением не вызывает вновь заметной круговой нутации.

К другому вполне выросшему листу нить была прикреплена снаружи вдоль одной стороны средней жилки и параллельно к ней, так что при закрывании лопастей нить должна была двигаться. Необходимо прежде всего отметить, что хотя прикосновение к одному из чувствительных волосков сильного листа заставляет его быстро, часто почти мгновенно, закрываться, однако если на лопасти поместить кусочек свежего мяса или немного раствора углекислого аммония, то они закрываются так медленно, что обыкновенно для завершения этого акта необходимо не меньше 24 часов. Лист, о котором идет речь, наблюдался сначала в течение 2 часов 30 минут и не нутировал по кругу. Возможно, что его следовало бы наблюдать в течение более продолжительного времени, хотя, как мы видели, один молодой лист описал довольно большой эллипс за 2 часа. Затем на лист была помещена капля настойки из сырого мяса, и в течение 2 часов стеклянная нить немного поднялась. Из этого можно было заключить, что лопасти начали закрываться, а черешок, может быть, подниматься. Нить продолжала чрезвычайно медленно подниматься в течение ближайших 8 часов 30 минут. Затем (7 часов 15 минут вечера 24 сентября) положение горшка было слегка изменено и дана новая капля настойки, после чего был начат новый чертеж (рис. 107). К 10 часам 50 минутам вечера нить поднялась еще лишь немного, а в течение ночи

она опускалась. На следующее утро лопасти закрывались более быстро, и к 5 часам вечера было заметно на-глаз, что они значительно сблизились. К 8 часам 48 минутам вечера это стало еще заметнее, и в 10 часов 45 минут вечера краевые шипы лопастей листа переплелись. В течение ночи лист немного опустился, а на следующее утро (25-го) в 7 часов лопасти были плотно закрыты. Как видно из рисунка, пройденный путь был сильно зигзагообразным, а это доказывает, что замыкание лопастей было связано с круговой нутацией всего листа. Если принять во внимание, как неподвижен был лист в течение 2 часов 30 минут, пока не получил настойки, то едва ли можно сомневаться в том, что поглощение вещества животного происхождения вызвало в нем круговую нутацию. Над этим листом от времени до времени велись наблюдения в течение следующих 4 дней, и хотя он находился в слишком холодном месте, тем не менее он продолжал слегка нутировать по кругу, а лопасти оставались закрытыми.

В ботанических работах иногда указывается, что ночью лопасти смыкаются или спят, но это ошибка. Чтобы проверить это утверждение, ко внутренней стороне обеих лопастей трех листьев были прикреплены очень длинные стеклянные нити; расстояние между их верхушками измерялось в середине дня и ночью. Однако никаких различий нельзя было установить.

Предыдущие наблюдения относятся к движениям целого листа, но лопасти движутся независимо от черешка и, повидимому, постоянно открываются и закрываются в очень малой степени. Почти вполне развившийся лист (оказавшийся потом в высокой степени чувствительным к прикосновению), расположенный почти горизонтально, был укреплен неподвижно посредством длинной тонкой булавки, воткнутой в его листовидный черешок вблизи пластинки. Затем к одному из шипов на краю листа был прикреплен маленький бумажный треугольник, и растение помещено под микроскоп с окулярным микрометром, каждое деление которого равнялось $^1/_{500}$ дюйма. Оказалось, что верхушка бумажного треугольника находится в постоянном слабом движении: за 4 часа она прошла девять делений, или $^9/_{500}$ дюйма, а еще через десять часов передвинулась обратно и пересекла $^5/_{500}$ дюйма в противоположном направлении. Растение находилось в довольно холодном месте и на следующий день двигалось значительно меньше, а именно оно прошло $^1/_{500}$ дюйма за 3 часа и в течение ближайших 6 часов — $^2/_{500}$ дюйма в противоположном направлении. Таким образом, обе лопасти, повидимому, постоянно открываются и закрываются, хотя в очень узких пределах, ибо необходимо помнить, что маленький бумажный треугольник, приклеенный к шипу на краю пластинки, увеличивал его длину и, следовательно, несколько усиливал размах движения. Подобные же наблюдения, с тою существенной разницей, что черешок был оставлен свободным и растение находилось при высокой температуре, были произведены над листом, который был здоров, но настолько стар, что не закрывался при повторном прикосновении к его чувствительным волоскам, хотя, судя по другим примерам, он медленно закрылся бы под влиянием раздражения животным веществом. Верхушка треугольника находилась в почти, но не вполне непрерывном движении то в одном направлении, то в другом — прямо противоположном; за 30 минут она трижды пересекла пять делений микрометра (т. е. $^1/_{100}$ дюйма). Это столь слабое движение едва ли можно сравнивать с обыкновенной круговой нутацией, но, быть может, его можно было бы сравнить с зигзагообразными линиями и небольшими петлями, которыми часто прерываются большие эллипсы, описываемые другими растениями.

В первой главе этого тома были описаны замечательные колебательные движения нутирующего по кругу гипокотиля капусты. Листья Dionaea представ-

ляют то же явление, которое кажется удивительным, если его наблюдать при небольшом увеличении (2-дюймовый объектив) с окулярным микрометром, каждое деление которого ($^1/_{500}$ дюйма) кажется довольно широким промежутком. К молодому нераскрывшемуся листу, круговая нутация которого зарисовывалась (рис. 106), была прикреплена под прямым углом стеклянная нить; движение ее верхушки наблюдалось в теплице (темп. 84—86° F [29 — 30° C]) при освещении только сверху и при отсутствии каких-либо боковых течений воздуха. Иногда верхушка пересекала одно или два деления микрометра с неуловимо малой скоростью, но обычно она двигалась вперед быстрыми скачками или толчками в $^2/_{1000}$ или $^3/_{1000}$, а в одном случае в $^4/_{1000}$ дюйма. После каждого скачка вперед верхушка сравнительно медленно отодвигалась назад на часть только что пройденного расстояния, а затем, через очень короткий промежуток времени, она делала новый скачок вперед. В одном случае, точно в течение одной минуты, наблюдались четыре заметных скачка вперед с небольшими отступлениями и, кроме того, несколько меньших колебаний. Насколько мы могли судить, линии движения вперед и назад не совпадали, а если это так, то каждый раз описывались чрезвычайно маленькие эллипсы. Иногда в течение короткого периода верхушка оставалась почти неподвижной. Весь ее путь за несколько часов наблюдения проходил в двух противоположных направлениях, так что, вероятно, лист нутировал по кругу.

Затем был взят более старый лист, лопасти которого были вполне раскрыты и который впоследствии оказался весьма чувствительным к прикосновению. Наблюдения над ним производились совершенно так же, как в предыдущем опыте, за исключением того, что растение находилось в комнате при более низкой температуре. Верхушка колебалась вперед и назад, как и раньше, однако скачки вперед были по величине меньше, а именно около $^1/_{1000}$ дюйма; наблюдались также более длительные периоды неподвижности. Так как казалось возможным, что движения листа могли быть вызваны токами воздуха, то в течение одного из таких периодов неподвижности вблизи листа была помещена восковая свечка, но это не вызвало никаких колебаний. Однако через 10 минут начались сильные колебания, вероятно, благодаря тому, что растение было нагрето и таким образом испытало раздражение. Свеча была затем удалена, а колебания прекратились еще задолго до этого. Тем не менее, при новом наблюдении через 1 час 30 минут опять были обнаружены колебания. Растение было перенесено обратно в теплицу, и на следующее утро оказалось, что оно дает колебания, хотя и не очень сильные. Над другим старым, но здоровым листом, обнаружившим полную нечувствительность к прикосновению, в течение двух дней велись такие же наблюдения в теплице, и прикрепленная к нему нить сделала много небольших скачков вперед, около $^2/_{1000}$ или только $^1/_{1000}$ дюйма каждый.

Наконец, чтобы установить, колебались ли лопасти независимо от черешка, черешок одного старого листка вблизи самой пластинки был приклеен шеллаком к верхушке небольшой палочки, воткнутой в почву. Но перед этим над листом велись наблюдения, обнаружившие у него сильные колебания и скачки. После того как он был приклеен к палочке, колебания еще продолжались, доходя до $^2/_{1000}$ дюйма. На следующий день на лист поместили немного настойки из сырого мяса, что заставило лопасти в течение двух дней очень медленно сближаться, колебания же продолжались в течение всего этого времени и следующих двух дней. Еще через девять дней лист начал раскрываться, причем края его оказались немного загнутыми, и теперь верхушка стеклянной нити в течение долгих промежутков времени оставалась неподвижной, а затем медленно двигалась взад и вперед на расстоянии около $^1/_{1000}$ дюйма, не обнаруживая никаких толчков. Тем не менее, после того

как лист был нагрет помещенной возле него свечкой, движение скачками возобновилось.

Над тем же листом наблюдения велись за $2^1/_2$ месяца раньше, и тогда у него были констатированы колебания или скачки. Отсюда мы можем заключить, что этот род движения происходит ночью и днем в течение очень продолжительного периода и что он является обычным для молодых нераскрывшихся листьев и для листьев, состарившихся до потери своей чувствительности к прикосновению, но еще сохранивших способность к поглощению азотистых веществ. Хорошо выраженное, как у только что описанного молодого листа, это явление представляет большой интерес. Оно часто вызывало у нас представление об усилии или о борьбе небольшого животного, стремящегося освободиться от задерживающего его препятствия.

(16). *Eucalyptus resinifera* (Myrtaceae, сем. 94). — Наблюдения велись обычным способом над молодым листом, имевшим вместе с черешком два дюйма в длину и выросшим на боковом побеге срубленного дерева. Пластинка еще не приняла своего вертикального положения. 7 июня было сделано лишь несколько наблюдений, и чертеж показал только, что лист двигался трижды вверх и трижды вниз. На следующий день наблюдения производились чаще, причем было сделано два чертежа (см. А и В, рис. 108), так как один оказался бы слишком сложным. В течение 16 часов верхушка изменила свой путь 13 раз, двигаясь главным образом вверх и вниз, но одновременно и несколько в стороны. Действительная величина пройденного пути в каждом из направлений была незначительна.

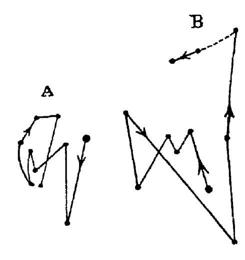


Рис. 108. *Eucalyptus resinifera*

Круговая нутация листа; зарисовывалась: А — от 6 часов 40 минут утра до 1 часа дня 8 июня; В — от 1 часа дня 8-го до 8 часов 30 минут утра 9-го. Верхушка листа находилась в $14^1/_2$ дюймах от горизонтальной стеклянной пластинки, так что рисунки значительно увеличены.

(17). *Dahlia* (садовая разновидность) (Compositae, сем. 122). — Тонкий молодой лист, имевший $5^3/_4$ дюйма в длину и сидевший на молодом, энергично растущем растении в 2 фута высотою, в большом горшке, был наклонен ниже горизонта приблизительно на 45°. 18 июня лист опускался от 10 часов до 11 часов 35 минут утра (см. рис. 109). Затем он сильно поднимался до 6 часов вечера, причем этот подъем, вероятно, был обусловлен тем, что свет падал только сверху. Между 6 часами и 10 часами 35 минутами вечера он двигался, делая зигзаги, и немного поднимался ночью. Необходимо заметить, что вертикальные расстояния в нижней части диаграммы сильно увеличены, так как сначала лист был наклонен ниже горизонта, и после того, как он опустился, нить была направлена к стеклянной пластинке под очень острым углом. На следующий день лист опускался от 8 часов 20 минут утра до 7 часов 15 минут вечера, после чего в течение ночи он зигзагообразно двигался и сильно поднимался. На утро 20-го лист, вероятно, начал опускаться, хотя на диаграмме короткая линия горизонтальна. Действительные расстояния, пройденные верхушкою листа, значительны, но их нельзя было вычислить с достоверностью. Судя по пути, пройденному растением на второй день, когда оно приспособилось к освещению сверху, едва ли можно было сомневаться в том, что листья совершают суточное периодическое движение, опускаясь днем и поднимаясь ночью.

(18). *Mutisia clematis* (Compositae). — Листья заканчиваются усиками и нутируют по кругу подобно листьям других растений, имеющих усики. Но это растение упоминается здесь в связи с ранее опубликованным ошибоч-

ным утверждением,* что его листья опускаются ночью и поднимаются днем. Листья, которые вели себя таким образом, находились в течение нескольких дней в комнате с окнами на север и не были достаточно освещены. Поэтому теперь одно растение было оставлено в покое в теплице, и у трех его листьев измерялись углы в полдень и в 10 часов вечера. В полдень все три были наклонены немного ниже горизонта, однако ночью один стоял на 2°, другой на 21° и третий на 10° выше, чем в середине дня, так что ночью они не опускаются, а, наоборот, немного поднимаются.

(19). *Cyclamen Persicum* (Primulaceae, сем. 135). — В течение трех дней наблюдения велись обычным образом над молодым листом, который вместе с черешком имел в длину 1,8 дюйма и развился на старом корневом отпрыске (рисунок 110). В первый день лист опускался больше, чем в следующие, вероятно потому, что приспособлялся к освещению сверху. В течение всех трех дней он опускался от раннего утра приблизительно до 7 часов вечера, а после этого в течение ночи поднимался по слегка зигзагообразному пути. Таким образом, движение отличается строгой периодичностью. Следует отметить, что если бы стеклянная нить между 5 и 6 часами вечера не останавливалась на краю горшка, то лист каждый вечер опускался бы немного ниже, чем это было в действительности. Длина пройденного пути была значительна, а именно, если мы допустим, что изгибался весь лист до основания черешка, то рисунок был увеличен значительно менее, чем в пять раз, а это значит, что верхушка поднималась и опускалась на полдюйма с небольшим одновременным отклонением в стороны. Это расстояние, однако, не привлекало бы внимания без помощи чертежа и некоторых измерений.

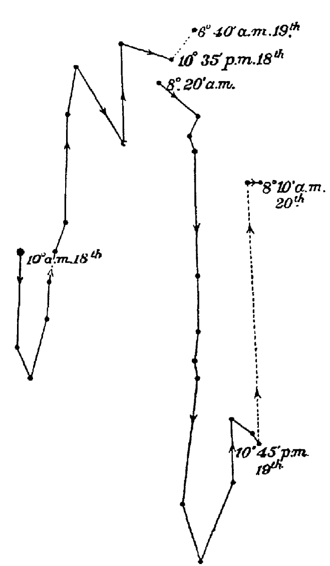


Рис. 109. *Dahlia*

Круговая нутация листа; зарисовывалась от 10 часов утра 18 июня до 8 часов 10 минут утра 20-го, но с перерывом в 1 час 40 минут утром 19-го, так как стеклянная нить оказалась наклоненной слишком сильно в одну сторону и пришлось слегка передвинуть горшок. Поэтому относительное положение двух чертежей является несколько условным. Приведенный здесь рисунок уменьшен до одной пятой первоначальной величины. Верхушка листа находилась от стеклянной пластинки в 9 дюймах по линии своего наклонения и в $4^3/_4$ дюймах по горизонтальной линии.

(20). *Allamanda Schottii* (Apocyneae, сем. 144). — Молодые листья этого кустарника удлинены, причем пластинки их так сильно изогнуты вниз, что образуют почти полукруг. Хорда, — т. е. линия, проведенная от верхушки пластинки до основания черешка, — одного молодого листа, имевшего в длину $4^3/_5$ дюйма, в 2 часа 50 минут дня 5 декабря стояла на 13° ниже горизонта, но к 9 часам 30 минутам вечера пластинка выпрямилась, а следовательно, и верхушка поднялась настолько, что теперь хорда была наклонена на 37° выше горизонта, т. е. поднялась на 50°. На следующий день на том же самом листе были произведены такие же угловые измерения, и оказалось, что в полдень хорда стояла на 36° ниже горизонта, а в 9 часов 30 минут вечера на $3^1/_2$ градуса выше его, т. е. поднялась на $39^1/_2$°. Главная причина движения вверх заклю-

* «Движения и повадки лазящих растений» [см. этот том, стр. 106].

чается в выпрямлении пластинки, однако и короткий черешок поднимается на 4—5°. На третью ночь хорда стояла на 35° выше горизонта, и если бы лист в полдень занимал то же положение, что и накануне, то он поднялся бы на 71°. У более старых листьев такого изменения кривизны не наблюдалось. Затем растение было перенесено в дом и помещено в северо-восточной комнате; однако ночью в степени изгиба молодых листьев не было никаких изменений,

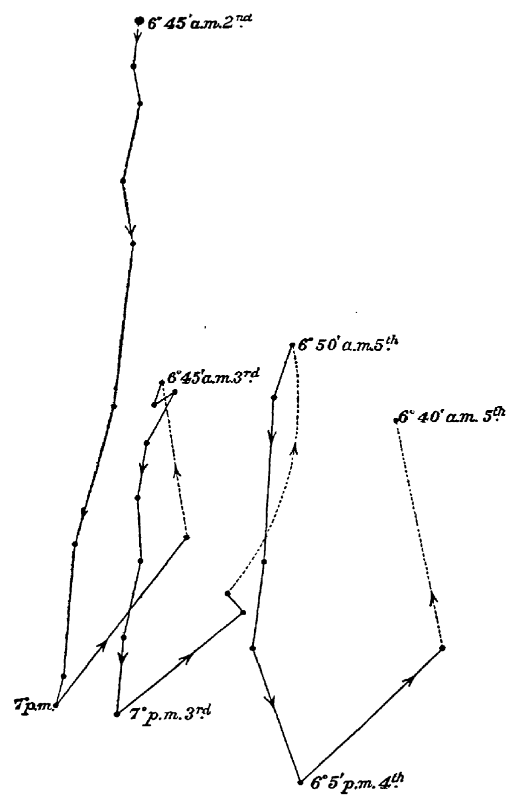


Рис. 110. *Cyclamen Persicum*

Круговая нутация листа; зарисовывалась от 6 часов 45 минут утра 2 июня до 6 часов 40 минут утра 5-го. Верхушка листа находилась в 7 дюймах от вертикальной стеклянной пластинки.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

так что предварительная экспозиция на сильном свету является, повидимому, необходимой для периодического изменения изгиба пластинки и для легкого подъема черешка.

(21). *Wigandia* (Hydroleaceae, сем. 149). — Профессор Пфеффер сообщает нам, что листья этого растения вечером поднимаются. Но так как мы не знаем, насколько велик этот подъем, то возможно, что этот вид должен быть отнесен к спящим растениям.

(22). *Petunia violacea* (Solaneae, сем. 157). — В течение четырех дней наблюдения велись над очень молодым листом, сильно приподнятым и имевшим

в длину всего $^3/_4$ дюйма. В течение всего этого времени он изгибался наружу и вниз, постепенно приближаясь к горизонтальному положению. Ясно выраженная зигзагообразная линия на рисунке (рис. 111) показывает, что это было следствием видоизмененной круговой нутации, а в конце этого периода часто наблюдалась обыкновенная круговая нутация в слабой степени. Движение на диаграмме увеличено в 10—11 раз. Оно несет ясные следы периодичности, так как лист каждый вечер немного поднимался, однако эта тенденция к подъему, повидимому, почти уравновешивалась стремлением листа принимать, по мере своего роста, все более и более горизонтальное положение. В течение трех дней подряд, вечером и около полудня, измерялся угол между двумя более старыми листьями и оказалось, что каждую ночь этот угол немного уменьшался, хотя и неравномерно.

(23). *Acanthus mollis* (Acanthaceae, сем. 168) — В течение 47 часов наблюдения велись над более молодым из двух листьев, имевшим в длину, вместе с черешком, $2^1/_2$ дюйма и развившимся на прорастающем растении. Ранним утром каждого из трех дней верхушка листа опускалась, а в двух случаях она продолжала опускаться и в послеполуденное время до 3 часов дня. После 3 часов дня она значительно поднималась и во вторую ночь продолжала подниматься до раннего утра. Но в первую ночь она не поднималась, а опускалась, и мы почти не сомневались, что это произошло благодаря тому, что лист был очень молод и становился все более и более горизонтальным вследствие эпинастического роста, ибо из диаграммы (рис. 112) можно видеть, что в первый день лист находился на более высоком уровне, чем во второй. Листья одного родственного вида (*A. spinosus*) определенно поднимались каждую ночь; при измерении в одном случае оказалось, что между полуднем и 10 часами 15 минутами вечера подъем составлял 10°. Этот подъем был главным образом или даже исключительно обусловлен выпрямлением пластинки, а не движением черешка. Поэтому мы можем заключить, что листья Acanthus периодически нутируют по кругу, опускаясь утром и поднимаясь после полудня и ночью.

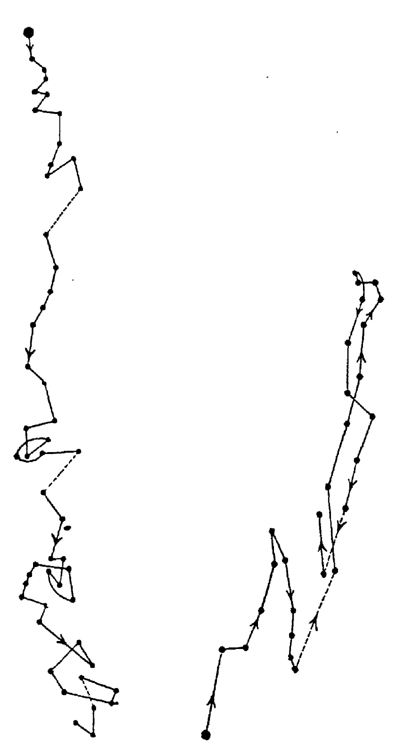


Рис. 111. *Petunia violacea*

Движение вниз и круговая нутация очень молодого листа; зарисовывались от 10 часов утра 2 июня до 9 часов 20 минут утра 6 июня. N. B.— В 6 часов 40 минут утра 5-го оказалось необходимым немного передвинуть горшок, и новый рисунок был начат в том месте, где две точки на диаграмме не соединены. Верхушка листа находилась в 7 дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Темп. в среднем $17^1/_2$° С.

Рис. 112. *Akanthus mollis*

Круговая нутация молодого листа; зарисовывалась от 9 часов 20 минут утра 14 июня до 8 часов 30 минут утра 16-го. Верхушка листа находилась в 11 дюймах от вертикальной стеклянной пластинки, так что движение значительно увеличено. Рисунок здесь уменьшен до половины первоначальной величины. Температура 15—$16^1/_2$° С.

(24). *Cannabis sativa* (Cannabineae, сем. 195). — Мы имеем здесь редкий случай вечернего опускания листьев, но в степени, недостаточной для того, чтобы их можно было назвать спящими *. Ранним утром или во второй половине ночи они двигаются вверх. Например, в 8 часов утра 29 мая все мо-

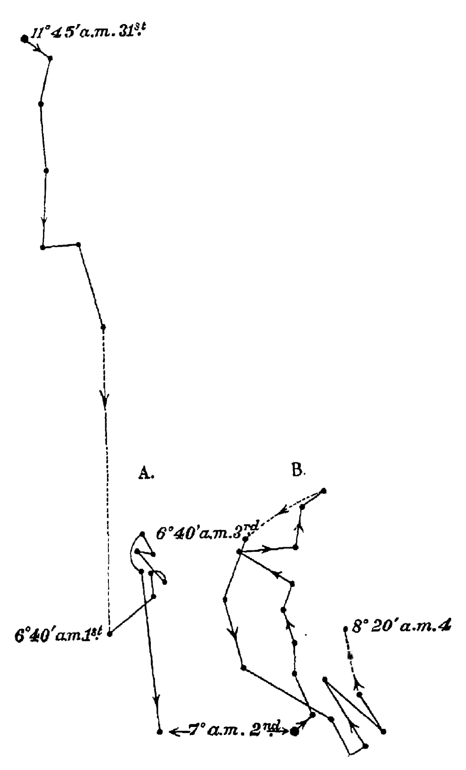


Рис. 113. *Pinus pinaster*

Круговая нутация молодого листа; зарисовывалась от 11 часов 45 минут утра 31 июля до 8 часов 20 минут утра 4 августа. В 7 часов утра 2 августа горшок был передвинут на дюйм в одну сторону, так что чертеж состоит из двух рисунков. Верхушка листа находилась в $14^1/_2$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки, так что движение сильно увеличено.

[*a.m.* — утра.]

лодые листья у верхушек нескольких стеблей стояли почти горизонтально, а в 10 часов 30 минут вечера они значительно опустились. На следующий день два листа в 2 часа дня стояли ниже горизонта на 21° и 12°, а в 10 часов вечера на 38° ниже горизонта. Два других листа на более молодом растении в 2 часа дня были горизонтальны, а в 10 часов вечера опустились на 36° ниже горизонта. Краус полагает, что это нисходящее движение листьев обусловлено их

* К наблюдениям над этим растением нас привела статья д-ра Карла Крауса «Beiträge zur Kenntnis der Bewegungen wachsender Laubblätter», Flora, 1879, стр. 66. Мы сожалеем, что не могли полностью понять отдельные места этой статьи.

эпинастическим ростом. Он прибавляет, что и в солнечную, и в дождливую погоду листья днем ослаблены, а ночью напряжены.

(25). *Pinus pinaster* (Coniferae, сем. 223). — Листья на верхушках конечных побегов сначала стоят почти вертикальным пучком, но вскоре они расходятся и наконец становятся почти горизонтальными. Движения одного молодого листа, приблизительно в один дюйм длиною, находившегося на верхушке проростка, который имел в высоту всего три дюйма, зарисовывались от раннего утра 2 июня до вечера 7-го. В течение этих пяти дней лист отклонился, и его кончик сначала опустился почти по прямой линии; но в течение двух последних дней он делал такие большие зигзаги, что, очевидно, нутировал по кругу. Над тем же маленьким растением, когда оно выросло до высоты в 5 дюймов, опять производились наблюдения в течение четырех дней. Нить была прикреплена поперек верхушки листа, имевшего один дюйм в длину и уже значительно отклонившегося от своего первоначального вертикального положения. Он продолжал отклоняться (см. A, рис. 113) и опускаться от 11 часов 45 минут утра 31 июля до 6 часов 40 минут утра 1 августа. 1 августа он нутировал по кругу около одного и того же небольшого пространства, а ночью опять опускался. На следующее утро горшок был передвинут приблизительно на один дюйм вправо, и был начат новый чертеж (B). С этого времени, т. е. от 7 часов утра 2 августа до 8 часов 20 минут утра 4-го, лист нутировал по кругу. Из рисунка не видно, чтобы листья двигались периодически, ибо нисходящий путь в течение первых двух ночей был, очевидно, обусловлен эпинастическим ростом, и под конец наших наблюдений лист еще был далеко от того горизонтального положения, какое он должен был бы принять в конце концов.

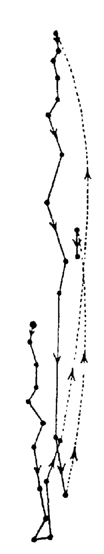


Рис. 114. *Cycas pectinata*

Круговая нутация одного из конечных листочков; зарисовывалась от 8 часов 30 минут утра 22 июня до 8 часов утра 24 июня. Верхушка листочка находилась в $7^3/_4$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки, так что чертеж не увеличен сильно и здесь уменьшен до одной трети первоначальной величины. Темп. 19—21° С.

Pinus austriaca. — Над двумя еще не вполне выросшими листьями, имевшими 3 дюйма в длину и развившимися на боковом побеге молодого дерева в 3 фута высотою, в течение 29 часов (31 июля) велись такие же наблюдения, как над листьями предыдущего вида. Оба эти листа несомненно нутировали по кругу и описали за указанный выше период два или два с половиною небольших неправильных эллипса.

(26). *Cycas pectinata* (Cycadeae, сем. 224). — В течение 47 часов 30 минут наблюдения велись над молодым листом в $11^1/_2$ дюймов длиною, листочки которого развернулись лишь недавно. Главный черешок при основании двух конечных листочков был привязан к палочке. К одному из этих листочков, имевшему в длину $3^3/_4$ дюйма, была приклеена нить. Листочек сильно опустился вниз, но так как конечная часть была загнута вверх, то нить проходила почти горизонтально. Листочек двигался (см. рис. 114) сильно и периодически, ибо приблизительно до 7 часов вечера он опускался, а в течение ночи поднимался, снова опускаясь после 6 часов 40 минут следующего утра. Нисходящие линии ясно зигзагообразны, и такими же были бы, вероятно, и восходящие, если бы они зарисовывались в течение всей ночи.

Круговая нутация листьев: однодольные

(27). *Canna Warscewiczii* (Cannaceae, сем. 2). — Движения молодого листа, 8 дюймов в длину и $3^1/_2$ дюйма в ширину, развившегося на сильном молодом растении, наблюдались, как показано на рис. 115, в течение 45 часов 50 минут. Утром 11-го горшок был передвинут приблизительно на один дюйм вправо, так как один рисунок был бы слишком сложным, но оба рисунка по времени являются один продолжением другого. Движение было периодическим, так как от раннего утра приблизительно до 5 часов вечера лист опускался, а в течение остального вечера и части ночи поднимался. Вечером 11-го он некоторое время нутировал по кругу в незначительной степени вокруг одного и того же места.

(28). *Iris pseudo-acorus* (Irideae, сем. 10). — Движения молодого листа, поднимавшегося над водой, в которой росло растение, на 13 дюймов, зарисовывалось, как показано на рисунке (рис. 116), в течение 27 часов 30 минут. Он ясно нутировал по кругу, хотя лишь в слабой степени. На другое утро, между 6 часами 40 минутами утра и 2 часами дня (в этом часу заканчивается приведенный здесь рисунок) верхушка изменяла свой путь пять раз. В течение ближайших 8 часов 40 минут она делала большие зигзаги и опустилась до наиболее низкой точки рисунка, описав на своем пути два очень малых эллипса, но если бы эти линии были присоединены к рисунку, то он оказался бы слишком сложным.

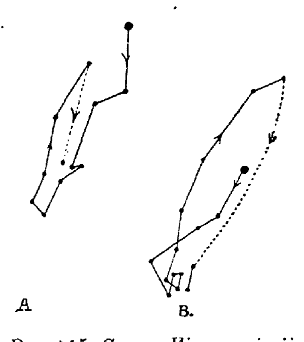


Рис. 115. *Canna Warscewiczii*

Круговая нутация листа; зарисовывалась (А) от 11 часов 30 минут утра 10 июня до 6 часов 40 минут утра 11-го и (В) от 6 часов 40 минут утра 11-го до 8 часов 40 минут утра 12-го. Верхушка листа находилась в 9 дюймах от вертикальной стеклянной пластинки.

(29). *Crinum Capense* (Amaryllideae, сем. 11).— Листья этого растения замечательны своей большой длиной и узостью: при измерении длина одного оказалась равною 53 дюймам, а ширина при основании только 1,4 дюйма. В молодом возрасте листья поднимаются почти вертикально вверх на высоту около фута; позже их кончики начинают изгибаться, а затем свисают вертикально вниз и в таком положении продолжают расти. Для наблюдений был взят довольно молодой лист, свисающий заостренный кончик которого имел еще в длину всего только $5^1/_2$ дюймов, вертикальная же основная часть достигала в высоту 20 дюймов, хотя в конце концов она, изгибаясь далее, становилась более короткой. Над растением был помещен большой стеклянный колокол с черной точкой на одной стороне. Прилагаемый рисунок (рис. 117) был зарисован таким образом, что свисающий кончик визировался по этой точке, а на противоположной стороне колокола в течение $2^1/_2$ дней ставились метки. В течение первого дня (22-го) кончик переместился далеко в сторону влево, вероятно, вследствие того, что растение было потревожено. Здесь приведена лишь последняя отметка, сделанная в этот день в 10 часов 30 минут вечера. Как видно из рисунка, не может быть сомнений, что верхушка этого листа нутировала по кругу.

Стеклянная нить с маленькими бумажными треугольниками была в то же время наискось приклеена поперек верхушки одного, еще молодого, листа, который стоял вертикально и не был еще изогнут. Его движения зарисовывались от 3 часов дня 22 мая до 10 часов 15 минут утра 25-го. Лист рос быстро, так что в течение этого периода верхушка сильно поднялась. Так как он делал большие зигзаги, то было ясно, что он нутировал по кругу и, повидимому, каж-

дый день стремился описать один эллипс. Линии, зарисованные ночью, были значительно ближе к вертикальным, чем зарисованные днем, а это указывает, что если бы лист не рос так быстро, то на чертеже можно было бы видеть ночной подъем и дневное опускание. Движение этого же самого листа через шесть дней (31 мая), в течение которых кончик изогнулся наружу и принял горизонтальное положение, сделав таким образом первый шаг к переходу в свисающее положение, было зарисовано ортогонально при помощи деревянного куба (по способу, описанному выше); этим способом было установлено, что действительное расстояние, пройденное верхушкой и обусловленное круговой нутацией, составило за $20^1/_2$ часов $3^1/_8$ дюйма. В течение следующих 24 часов кончик прошел $2^1/_2$ дюйма. Таким образом, у этого молодого листа круговое нутационное движение было сильно выражено.

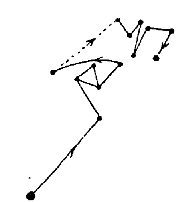


Рис. 116. *Iris pseudo-acorus*

Круговая нутация листа; зарисовывалась от 10 часов 30 минут утра 28 мая до 2 часов дня 29-го. Продолжение чертежа до 11 часов вечера здесь не воспроизведено. Верхушка листа находилась на 12 дюймов ниже горизонтальной стеклянной пластинки, так что рисунок значительно увеличен. Темп. 15—16° С.

(30). *Pancratium littorale* (Amaryllideae). — Движения листа, 9 дюймов длиною, стоявшего под углом около 45° выше горизонта, зарисовывались при большом увеличении в течение двух дней. В первый день он 9 раз в течение 12 часов изменял свой путь, двигаясь и вверх, и вниз, и в сторону, и зарисованная фигура представляла собою, повидимому, пять эллипсов. На другой день наблюдения делались реже, и поэтому не было заметно, чтобы лист менял свой путь так часто; это произошло всего 6 раз, однако столь же сложным образом, как и прежде. Движения были незначительны по величине, но не могло быть сомнений в том, что лист нутировал по кругу.

(31). *Imatophyllum* vel *Clivia* (sp.?) (Amaryllideae). — Длинная стеклянная нить была прикреплена к листу, и в течение трех дней подряд время от времени измерялся угол, образованный ею с горизонтом. Каждое утро до 3—4 часов дня она опускалась, а ночью поднималась. Наименьший угол выше горизонта был равен 48° и наибольший 50°, так что в течение ночи лист поднимался всего на 2°. Но так как это наблюдалось каждый день и так как аналогичные наблюдения были сделаны ночью над листом другого растения, то не может быть сомнений в том, что эти листья периодически двигаются, хотя и в очень малой степени. Расстояние между наиболее высоким и наиболее низким положением верхушки равнялось 0,8 дюйма.

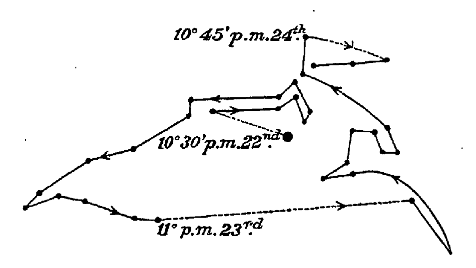


Рис. 117. *Crinum Capense*

Круговая нутация свисающего кончика молодого листа; зарисовывалась на стеклянном колоколе от 10 часов 30 минут вечера 22-го мая до 10 часов 15 минут утра 25-го. Рисунок увеличен незначительно.

[*p.m.* — пополудни.]

(32). *Pistia stratiotes* (Aroideae, сем. 30).—Гофмейстер указывает, что листья этого плавающего водяного растения ночью приподняты выше, чем днем.* Поэтому мы прикрепили тонкую стеклянную нить к средней жилке довольно молодого листа и 19 сентября между 9 часами утра и 11 часами 50 минутами вечера 14 раз измерили угол,

* «Die Lehre von der Pflanzenzelle», 1867, S. 327.

который он составлял с горизонтом. Температура в теплице в течение двух дней наблюдений варьировала между $18^1/_2$ и $23^1/_2$°С. В 9 часов утра нить стояла на 32° выше горизонта, в 3 часа 34 минуты дня на 10° и в 11 часов 50 минут вечера на 55°, причем эти два последние угла оказались самым высоким и самым низким, какие мы наблюдали в течение дня, и разница между ними была равна 45°. До 5—6 часов вечера подъем не был выражен достаточно сильно. На следующий день в 8 часов 25 минут утра лист стоял всего на 10° выше горизонта и после 3 часов дня еще оставался на высоте около 15°. В 5 часов 40 минут вечера угол был равен 23° и в 9 часов 30 минут вечера 58°. Таким образом, в этот вечер подъем был более внезапным, чем в предыдущий, и разница в величине угла достигла 48°. Движение является ясно периодическим, и так как в первую ночь лист стоял на 55°, а во вторую ночь на 58° выше

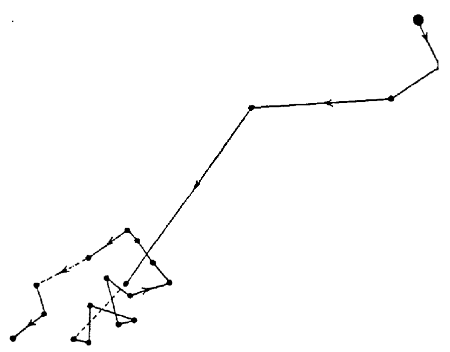


Рис. 118. *Pontederia* (sp.?)

Круговая нутация листа; зарисовывалась от 4 часов 50 минут дня 2 июля до 10 часов 15 минут утра 4-го. Верхушка листа находилась в $16^1/_2$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки, так что чертеж сильно увеличен. Темп. около 17° С, следовательно, довольно низкая.

горизонта, то наклон его казался очень крутым. Как мы увидим в одной из следующих глав, этот случай, быть может, следовало бы включить в отдел, посвященный спящим растениям.

(33). *Pontederia* (sp.?) (из нагорий Санта Катарина, Бразилия) (Pontederiaceae, сем. 46). — Нить была прикреплена поперек верхушки довольно молодого листа высотою в $7^1/_2$ дюймов, и движения зарисовывались в течение $42^1/_2$ часов (см. рис. 118). В первый вечер, когда был начат чертеж, и в течение ночи лист значительно опускался. На следующее утро он поднимался по сильно зигзагообразной линии и опускался снова вечером и в течение ночи. Поэтому движение, повидимому, является периодическим, однако этот вывод вызывает некоторое сомнение, так как другой лист, имевший в высоту 8 дюймов, казавшийся более старым и сильнее приподнятый, вел себя иным образом. В течение первых 12 часов он нутировал по кругу в пределах небольшого пространства, но в течение ночи и всего следующего дня он поднимался, двигаясь в том же общем направлении, причем подъем осуществлялся путем повторных хорошо выраженных колебаний вверх и вниз.

Тайнобрачные

(34). *Nephrodium molle* (Filices, сем. 1). — Нить была прикреплена вблизи верхушки имевшего 17 дюймов в высоту и еще не вполне развернувшегося молодого листа этого папоротника. Движения зарисовывались в течение 24 часов.

На рис. 119 мы видим, что лист ясно нутировал по кругу. Движение было не сильно увеличено, так как лист находился вблизи вертикальной стеклянной пластинки, и было бы, вероятно, более интенсивным и быстрым, если бы день был теплее, ибо растение было вынесено из теплицы и наблюдалось в комнате при освещении сверху и при температуре между 15° и 16°С. В главе I мы видели, что лист этого папоротника со слабо развитыми лопастями и стержнем, имевшим в высоту только 0,23 дюйма, ясно нутировал по кругу.*

В главе о сне растений будет описана хорошо заметная круговая нутация *Marsilea quadrifoliata* (Marsileaceae, сем. 4).

В I главе было показано также, что очень молодая Selaginella (Lycopodiaceae, сем. 6), имевшая всего 0,4 дюйма в высоту, заметно нутировала по кругу. Отсюда мы можем заключить, что то же самое должно происходить и во время роста более старых растений.

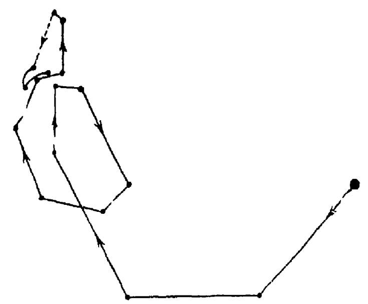


Рис. 119. *Nephrodium molle*

Круговая нутация стержня; зарисовывалась от 9 часов 15 минут утра 28 мая до 9 часов утра 29-го. Рисунок уменьшен до двух третей первоначальной величины.

(35). *Lunularia vulgaris* (Hepaticae, сем. 11, Muscales). — В одном старом цветочном горшке земля была покрыта этим растением, несущим на себе почки. Для наблюдения был взят лист с большим наклоном вверх, поднимавшийся над почвой на 0,3 дюйма и имевший в ширину 0,4 дюйма. Чрезвычайно тонкий стеклянный волосок с окрашенным в белый цвет кончиком был приклеен шеллаком к листу под прямым углом к его поперечнику, а непосредственно за кончиком волоска в землю была воткнута белая палочка с маленьким черным пятнышком. Белый кончик легко было аккуратно визировать на черное пятнышко и таким образом можно было последовательно наносить метки на стоявшей спереди вертикальной стеклянной пластинке. Каждое движение листа, очевидно, должно было передаваться длинным стеклянным волоском в увеличенном масштабе, а черное пятнышко было помещено так близко к кончику волоска, по сравнению с расстоянием его от стеклянной пластинки, что движение кончика увеличивалось приблизительно в 40 раз. Тем не менее мы убеждены, что наш чертеж дает довольно верное представление о движениях листа. В промежутках между наблюдениями растение покрывалось небольшим стеклянным колоколом. Лист, как уже указывалось, был сильно приподнят, и горшок стоял перед северо-восточным окном. В течение первых пяти дней лист двигался вниз, так что его наклон уменьшался. Зарисованная длинная линия была сильно зигзагообразна, образуя иногда полные или неполные петли, что указывало на круговую нутацию. Мы не знаем, было ли опускание обусловлено эпинастическим ростом или же афелиотропизмом. Так как на пятый день опускание было незначительно, то на шестой (25 октября) был начат новый чертеж, который зарисовывался в течение 47 часов; он здесь приводится (рис. 120). Другой чер-

* М-р Лумис и проф. Аза Грей описали («Botanical Gazette», 1880, pp. 27, 43) чрезвычайно интересный случай движения у листьев, правда, только спороносящих, папоротника *Asplenium trichomanes*. Они двигаются почти так же быстро, как и маленькие листочки *Desmodium gyrans*, изгибаясь поочередно назад и вперед на 20—40 градусов в плоскости, перпендикулярной к плоскости листа. Верхушка листа описывает «длинный и очень узкий эллипс» и, следовательно, нутирует по кругу. Но движение отличается от обыкновенной круговой нутации тем, что происходит только тогда, когда растение находится на свету; даже искусственный свет «является достаточным, чтобы вызвать движение в течение нескольких минут».

тож был сделан на следующий день (27-го), и оказалось, что лист еще нутировал по кругу, ибо в течение 14 часов 30 минут он 10 раз совершенно изменил свой путь (не считая более мелких изменений). Нерегулярные наблюдения над ним делались еще в течение двух дней, и оказалось, что он постоянно двигался.

Наиболее низко стоящие представители растительного мира, слоевцовые растения, повидимому, нутируют по кругу. Если рассматривать под микроскопом осциллярию, то можно видеть, что она приблизительно через каждые 40 секунд описывает круги. После того как она изогнулась в одну сторону, кончик первым начинает изгибаться обратно, в противоположную сторону, а затем и вся нить поворачивается в ту же сторону. Гофмейстер * дал детальное описание замечательных, хотя и менее закономерных, но постоянных движений Spirogyra: в течение $2^1/_2$ часов нить передвигалась 4 раза влево и 3 раза вправо, а кроме того он упоминает о движении, происходившем под прямым углом к вышеупомянутому. Кончик двигался со скоростью около 0,1 мм за 5 минут. Он сравнивает это движение с нутацией высших растений. ** В дальнейшем мы увидим, что гелиотропические движения происходят из видоизмененной круговой нутации, а так как одноклеточные плесени изгибаются к свету, то мы можем заключить, что они также нутируют по кругу.

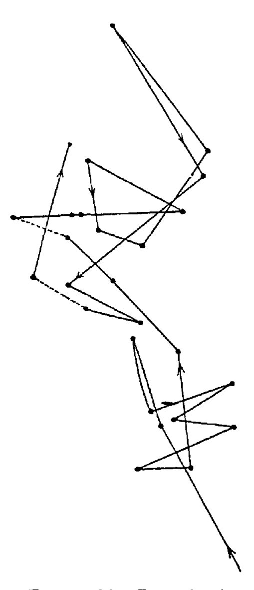


Рис. 120. *Lunularia vulgaris*

Круговая нутация листовидного слоевца; зарисовывалась от 9 часов утра 25 октября до 8 часов утра 27-го.

Заключительные замечания о круговой нутации листьев

Мы описали круговые нутационные движения у 33 родов, относящихся к 25 далеко отстоящим друг от друга семействам голосемянных, двудольных [58] и однодольных растений, а также у нескольких тайнобрачных. Поэтому не будет поспешным допущение, что растущие листья всех растений нутируют по кругу, как раньше мы нашли возможным сделать такое же заключение относительно семядолей. Движение сосредоточено обыкновенно в черешке, однако иногда оно происходит как в черешке, так и в пластинке, или же в одной только пластинке. Интенсивность движения весьма неодинакова у различных растений, однако пройденное расстояние никогда не было большим, за исключением Pistia, которую, вероятно, следовало бы отнести к спящим растениям. Угловое движение листьев измерялось лишь иногда. Обычно оно варьировало от 2° (а в некоторых случаях, вероятно, было даже меньше) приблизительно до 10°; однако у обыкновенного боба оно достигало 23°. Движение происходит главным образом в вертикальной плоскости, но так как восходящие и нисходящие линии никогда не совпадали, то всегда имело место некоторое

* «Über die Bewegungen der Fäden der Spirogyra princeps, Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg», 1874, S. 211.

** Цукаль также замечает (цитируется в «Journal R. Microscop. Soc.», 1880, vol. III, p. 320), что движения Spirulina, представителя Oscillatorieae, весьма сходны с «хорошо известным ротационным движением растущих побегов и усиков».

боковое движение, и таким образом образовывались неправильные эллипсы. Следовательно, это движение заслуживает названия круговой нутации, ибо все нутирующие по кругу органы стремятся описывать эллипсы, т. е. за ростом одной стороны следует рост другой, приблизительно, хотя и не вполне, противоположной. Эллипсы или же зигзагообразные линии, представляющие собою вытянутые эллипсы, обыкновенно очень узки; однако у Camellia их меньшие оси наполовину, а у Eucalyptus более чем наполовину короче больших осей. У Cissus части фигуры более напоминают круги, чем эллипсы. Следовательно, интенсивность бокового движения иногда бывает значительной. Кроме того, длинные оси последовательно описываемых эллипсов (как у боба, Cissus u Sea-kale[59]), а в нескольких случаях и зигзагообразные линии, представляющие эллипсы, в течение одного и того же дня или на следующий день оказывались вытянутыми в весьма различных направлениях. Пройденный путь бывал криволинейным или прямым, или же слегка или сильно зигзагообразным, причем часто образовывались небольшие петли или треугольники. В один день может быть описан один большой неправильный эллипс, а на следующий день то же самое растение опишет два меньших. У Drosera каждый день описывались два, у Lupinus, Eucalyptus и Pancratium несколько эллипсов.

Колебательные и толчкообразные движения листьев Dionaea, напоминающие движения гипокотиля капусты, весьма замечательны, если их рассматривать под микроскопом. Они продолжаются ночью и днем в течение нескольких месяцев и происходят как у молодых нераскрывшихся листьев, так и у старых, которые уже потеряли свою чувствительность к прикосновению, но закрывают свои лопасти после всасывания животного вещества. Позже мы встретимся с таким же видом движения в сочленениях некоторых злаков; вероятно, оно является обычным у многих растений во время круговой нутации. Поэтому странно, что этих движений нельзя было открыть у щупалец *Drosera rotundifolia*, относящейся к тому же семейству, что и Dionaea; между тем, щупальце, над которым велись наблюдения, было настолько чувствительно, что начинало изгибаться внутрь через 23 секунды после прикосновения к нему кусочком сырого мяса.

Одним из наиболее интересных фактов, относящихся к круговой нутации листьев, является периодичность их движений; ибо они часто, или даже обычно, немного поднимаются вечером или в первую половину ночи и снова опускаются следующим утром. Точно такое же явление наблюдалось и у семядолей. Так вели себя листья у 16 родов из 33 и, вероятно, еще у двух. Но не следует думать, что у остальных 15 родов не наблюдалось никакой периодичности в их движениях, ибо 6 из них наблюдались в течение слишком короткого времени, чтобы можно было вынести какое-либо суждение по этому вопросу, а 3 были настолько молоды, что их эпинастический рост, который заставляет их изогнуться вниз и прийти в горизонтальное положение, преодолевал всякий иной вид движения. У одного лишь рода Cannabis листья вечером опускались, и Краус приписывает это движение исключительной силе их эпинастического роста. Как позже будет показано, едва ли можно сомневаться в том, что периодичность обусловливается суточным чередованием света и темноты. На насекомоядные растения, поскольку дело касается их движений, свет оказывает весьма малое влияние, и этим объясняется, вероятно, то, что их листья, по край-

ней мере у Sarracenia, Drosera и Dionaea, не обнаруживают периодических движений. Вечерний подъем происходит сначала медленно и у различных растений начинается в весьма различные часы: у Glaucium в такую раннюю пору, как 11 часов утра, но обыкновенно между 3 и 5 часами дня, иногда же в такое позднее время, как 7 часов вечера. Необходимо отметить, что ни один из описанных в этой главе листьев (за исключением, как мы полагаем, листьев *Lupinus speciosus*) не обладает подушечкой, ибо периодические движения снабженных ею листьев обыкновенно усилены до размеров так называемых движений сна, которых мы здесь не рассматриваем. Факт частого или даже регулярного небольшого подъема листьев и семядолей вечером и опускания их утром представляет интерес в том отношении, что указывает на основу, из которой развились специализированные движения сна многих листьев и семядолей, не имеющих подушечек. Упомянутую выше периодичность необходимо иметь в виду каждому, кто занимается проблемой горизонтального положения листьев и семядолей в течение дня при освещении их сверху.

ГЛАВА V

ВИДОИЗМЕНЕННАЯ КРУГОВАЯ НУТАЦИЯ: ЛАЗЯЩИЕ РАСТЕНИЯ; ЭПИНАСТИЧЕСКИЕ И ГИПОНАСТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ

Круговая нутация, видоизмененная внутренними причинами или под действием внешних условий. — Внутренние причины. — Лазящие растения, сходство их движений с движениями обыкновенных растений; увеличенная амплитуда; случайные различия. — Эпинастический рост молодых листьев. — Гипонастический рост гипокотилей и эпикотилей проростков. — Образование крючков на кончиках лазящих и других растений является следствием видоизмененной круговой нутации. — *Ampelopsis tricuspidata.* — *Smithia Pfundii.* — Выпрямление кончика, обусловленное гипонастией. — Эпинастический рост и круговая нутация цветоносов *Trifolium repens* и *Oxalis carnosa.*

Корешки, гипокотили и эпикотили прорастающих растений еще до выхода их из почвы, а позже и семядоли, непрерывно нутируют по кругу. То же самое наблюдается у стеблей, столонов, цветоножек и листьев более старых растений. Поэтому мы можем со значительной степенью вероятности заключить, что все растущие части всех растений нутируют по кругу. Хотя это движение, в его обычном или неизмененном виде, иногда, повидимому, прямо или косвенно приносит пользу растению,— например, круговая нутация корешка при его проникновении в почву, а также дугообразно изогнутого гипокотиля или эпикотиля, когда они пробивают себе дорогу на поверхность, — все же круговая нутация представляет собою настолько общее, или, скорее, настолько универсальное явление, что мы не можем предположить, чтобы оно возникло для какой-либо специальной цели. Мы должны думать, что это явление каким-то неизвестным образом зависит от способа роста, свойственного растительным тканям.

Теперь мы рассмотрим многочисленные примеры круговой нутации, видоизмененной для различных специальных целей, причем уже существующее движение временно усиливается в каком-либо одном направлении, уменьшаясь или почти приостанавливаясь во всех других. Эти случаи можно разделить на две групы. В одной из них видоизменение нутации зависит от врожденных, или конституциональных, причин и не зависит от внешних условий, за исключением тех, которые необходимы для самого роста. Во второй группе видоизменение в значительной степени зависит от внешних агентов, как, например, от суточного чередования света и темноты или просто от света, от температуры или от силы тяжести. Первая небольшая группа будет рассмотрена в настоящей главе, а вторая — в остальной части этого труда.

Круговая нутация лазящих растений

Наиболее простой случай видоизмененной круговой нутации представляют лазящие растения, за исключением тех, которые лазят при помощи неподвижных крючочков или корешков; это видоизменение состоит главным образом в сильном увеличении амплитуды движения, что может быть следствием или значительного усиления роста на небольшом участке или, что более вероятно, следствием умеренного ускорения роста на значительном протяжении движущегося органа с предварительным увеличением тургора, причем это явление происходит последовательно со всех сторон. Круговая нутация лазящих растений отличается от круговой нутации обыкновенных растений большей правильностью. Но почти во всех других отношениях их движения представляют близкое сходство, выражающееся в тенденции описывать эллипсы, направленные последовательно во все стороны горизонта, в том, что описываемые пути часто прерываются зигзагообразными линиями, треугольниками, петлями или небольшими эллипсами, в скорости движения и в способности различных видов делать в течение одинакового промежутка времени всего один или же несколько оборотов. В одном и том же междоузлии движение прекращается сначала в нижней части, а затем мало-помалу и в верхней. У обеих групп растений движение может весьма сходным образом видоизменяться под влиянием геотропизма или гелиотропизма, хотя следует иметь в виду, что лишь немногие лазящие растения являются гелиотропичными. Можно указать еще и другие черты сходства.

В том, что движения лазящих растений представляют обыкновенную круговую нутацию, видоизмененную путем увеличения амплитуды, можно убедиться, наблюдая их движения в очень раннем возрасте. В это время они движутся подобно всем другим проросткам, но по мере роста их движения постепенно усиливаются, не испытывая каких-либо иных изменений. Очевидно, эта способность является врожденной и не вызывается какими-либо внешними агентами, кроме тех, которые необходимы для роста и усиления организма. Не подлежит сомнению, что эта способность приобретена в связи с необходимостью для лазящих растений подниматься вверх, к свету. Это достигается двумя различными способами. Во-первых, путем обвивания по спирали вокруг подпорок, для чего стебли должны быть длинными и гибкими, и, во-вторых, у растений, лазящих при помощи черешков и усиков, — путем соприкосновения этих органов с подпоркой, которую они затем обхватывают благодаря своей чувствительности. Здесь следует отметить, что эти последние движения, насколько мы можем судить, никакого отношения к круговой нутации не имеют. В других случаях кончики усиков, придя в соприкосновение с подпоркой, превращаются в небольшие диски, крепко пристающие к подпорке.

Мы сказали, что круговая нутация лазящих растений отличается от круговой нутации обыкновенных растений, главным образом, своею большею амплитудой. Большинство листьев нутируют по кругу почти в вертикальной плоскости и поэтому описывают очень узкие эллипсы, между тем как многие из усиков, представляющие собою видоизмененные листья, описывают значительно более широкие эллипсы или почти круглые фигуры. Благодаря этому они имеют гораздо больше шансов ухватиться за подпорку с той или иной стороны. Движения лазящих растений подвергались также и некоторым другим специальным изменениям.

Так, нутирующие по кругу стебли *Solanum dulcamara* могут обвиваться вокруг подпорок только в тех случаях, когда эти подпорки обладают тонкостью и гибкостью веревки или нитки. Вьющиеся стебли некоторых британских растений не могут обвиваться вокруг подпорки, если она имеет в толщину более нескольких дюймов. Между тем, в тропических лесах некоторые растения обхватывают и толстые стволы.* Это значительное различие в способностях зависит от каких-то неизвестных особенностей круговой нутации у различных растений. Наиболее замечательное специальное видоизменение этого движения мы наблюдали у усиков *Echinocystis lobata*. Последние обыкновенно расположены под углом около 45° выше горизонта, но когда они приближаются к той части своего кругового пути, в которой они должны пройти над верхушкой несущего их побега, то становятся упругими и выпрямляются в такой степени, что принимают почти вертикальное положение. Если бы они не имели и не использовали этой интересной способности, то неминуемо натолкнулись бы на верхушку побега, и их движение прекратилось бы. Когда один из этих усиков со своими тремя веточками становится более упругим и начинает подниматься вертикально вверх, его круговое нутационное движение делается более быстрым. Но как только он минует опасное место, его движение, совпадающее с движением, обусловленным его собственным весом, заставляет его так быстро опускаться до прежнего наклонного положения, что можно видеть, как верхушка усика движется подобно стрелке гигантских часов.

Большое количество обыкновенных листьев и листочков, а также некоторые цветоножки снабжены подушечками. Однако этого не наблюдается ни у одного из известных в настоящее время усиков. Причина этого различия заключается, вероятно, в том, что главное значение подушечки определяется тем, что снабженные ею органы могут продолжать движение и после прекращения роста; а так как усики или другие органы лазания полезны только до тех пор, пока растение увеличивается в высоту, т. е. растет, то подушечка, служащая для продолжения движений, не приносила бы никакой пользы.

В предыдущей главе было показано, что столоны, или стелющиеся побеги, определенных растений сильно нутируют по кругу и что это движение, повидимому, помогает им находить путь между густо стоящими стеблями соседних растений. Если бы можно было доказать, что их движения изменились и усилились для этой специальной цели, то их необходимо было бы включить в настоящую главу. Однако, так как амплитуда их движений не так заметно отличается от амплитуды движения других растений, как у лазящих растений, то мы не имеем для этого никаких оснований. С таким же сомнительным случаем мы встречаемся и у некоторых растений, зарывающих свои плоды в почву. Конечно, зарыванию способствует круговая нутация цветоножки, однако мы не знаем, была ли она усилена специально для этой цели.

Эпинастия — гипонастия

Термин «эпинастия» де Фриз ** употребляет для обозначения того, что рост органа в длину происходит более интенсивно на его верхней

* Движения и повадки лазящих растений [см. этот том, стр. 64—65].

** «Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg», Heft II, 1872, S. 223. Де Фриз несколько изменил (стр. 252) значение двух вышеприведенных терминов, впервые употребленных Шимпером, и в этом же значении они были приняты Саксом.

стороне и менее интенсивно на нижней, вследствие чего орган и изгибается вниз. Термин же «гипонастия» применяется для обозначения обратного процесса, вследствие которого орган изгибается вверх. С этими явлениями приходится встречаться так часто, что применение двух вышеприведенных терминов представляет большое удобство. Относящиеся сюда движения представляют собою видоизмененную круговую нутацию, ибо, как мы сейчас увидим, орган обыкновенно под влиянием эпинастии движется вниз, а под влиянием гипонастии вверх не по прямой линии, а колеблется вверх и вниз, одновременно двигаясь несколько в сторону. Однако движение все же происходит преимущественно в одном направлении. Это показывает, что растут все стороны органа, но в случае эпинастии быстрее всех растет верхняя сторона, а в случае гипонастии нижняя. В то же время, как подчеркивает де Фриз, может иметь место еще усиление роста, с одной стороны, под влиянием геотропизма или с другой — вследствие гелиотропизма, и таким образом действие эпинастии или гипонастии может быть либо усилено, либо ослаблено.

При желании можно говорить об обыкновенной круговой нутации, соединенной с эпинастией, гипонастией, действием силы тяжести, света и т. д. Однако по причинам, которые будут изложены позже, нам кажется более правильным говорить, что круговая нутация видоизменяется под влиянием этих различных агентов. Поэтому мы будем говорить об изменениях круговой нутации, которая всегда имеет место, под влиянием эпинастии, гипонастии, геотропизма или других внутренних и внешних агентов.

Один из наиболее обычных и простых случаев эпинастии представляют листья, которые в раннем возрасте тесно прижаты друг к другу в почках, а по мере своего роста изгибаются в стороны. Сакс первый отметил, что это должно быть обусловлено усиленным ростом верхней части черешка и пластинки. Затем де Фриз показал более подробно, что причина этого движения действительно такова, причем, по его мнению, вес листа несколько помогает, а апогеотропизм препятствует этому движению, по крайней мере, после того, как лист несколько отклонится в сторону. При наших наблюдениях над круговой нутацией листьев некоторые из них были взяты в таком молодом возрасте, что они продолжали отклоняться или опускаться вниз, пока зарисовывались их движения. Это можно видеть на диаграммах (рис. 98 и 112, стр. 302 и 313), представляющих круговую нутацию молодых листьев *Acanthus mollis* и *Pelargonium zonale*. Аналогичные случаи наблюдались у Drosera. Движения молодого листа *Petunia violacea*, имевшего всего $^3/_4$ дюйма в длину, которые зарисовывались в течение четырех дней, представляют собою лучший пример движений этого рода (рис. 111, стр. 313), так как в течение всего этого времени лист отклонялся, двигаясь курьезными зигзагами, образовавшими несколько очень острых углов, а в течение последних дней ясно нутировал по кругу. Несколько молодых листьев приблизительно одного и того же возраста на двух растениях той же Petunia, из которых одно было положено горизонтально, а другое было оставлено в вертикальном положении, причем оба находились в полной темноте, в течение 48 часов отклонялись одинаковым образом и, повидимому, не испытывали влияния апогеотропизма, несмотря на то, что их стебли были в состоянии высокого напряжения, ибо после освобождения от палочек, к которым они были привязаны, они мгновенно изогнулись вверх.

Листья на главных побегах красной гвоздики (*Dianthus caryophyllus*) в очень раннем возрасте высоко приподняты или вертикальны, но если растение сильно

растет, то они отгибаются так быстро, что в течение одного дня становятся почти горизонтальными. Однако они движутся вниз по довольно косой линии и продолжают некоторое время двигаться в том же направлении и позже, в связи, как мы предполагаем, с их спиральным расположением на стебле. Путь, пройденный одним молодым листом во время такого опускания наискось, был зарисован, и линия оказалась заметно, хотя и не сильно зигзагообразной, причем наибольшие углы, образованные линиями, следовавшими одна за другою, достигали всего 135°, 154° и 163°. Дальнейшее боковое движение (показанное на рис. 95, стр. 299) было сильно зигзагообразным с отдельными круговыми нутациями. На отклонение и опускание молодых листьев этого растения геотропизм или гелиотропизм оказывают, повидимому, очень небольшое влияние, ибо когда растение, листья которого росли довольно медленно (что было установлено путем измерения), было положено горизонтально, то его супротивные молодые листья отогнулись один от другого обычным образом симметрично, не отклоняясь ни в направлении силы тяжести, ни к свету.

Иглообразные листья *Pinus pinaster* в молодости образуют пучок. Позже они медленно расходятся, так что на вертикальных побегах становятся горизонтальными. Движения одного такого молодого листа зарисовывались в течение $4^1/_2$ дней, и приведенный здесь чертеж (рис. 121) показывает, что сначала он опускался приблизительно по прямой линии, но позже делал зигзаги и образовал одну или две петли. Было зарисовано также отклонение и опускание одного более старого листа (см. выше рис. 113, стр. 314): в течение первого дня и ночи он опускался по несколько зигзагообразной линии, затем нутировал по кругу на небольшом пространстве и снова опускался. За это время лист почти достиг своего окончательного положения и теперь ясно нутировал по кругу. Как и в случае с красной гвоздикой, в ранней молодости эти листья, повидимому, не испытывают сильного влияния со стороны геотропизма или гелиотропизма, ибо когда одно молодое растение было положено горизонтально, а другое оставлено в вертикальном положении, причем оба находились в темноте, то и у того, и у другого листья продолжали отклоняться обычным образом, не изгибаясь в стороны.

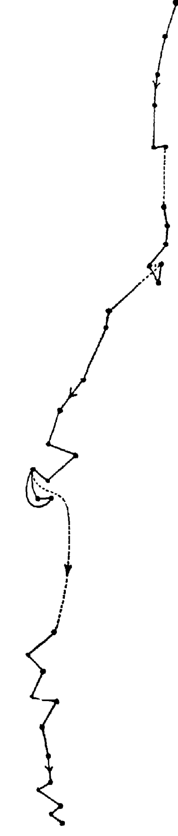


Рис. 121. *Pinus pinaster*

Эпинастическое движение вниз молодого листа, развившегося на молодом растении в горшке; зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке под потолочным окном от 6 часов 45 минут утра 2 июня до 10 часов 40 минут вечера 6-го.

Молодые листья у *Cobaea scandens*, по мере того как они постепенно отклоняются от согнутого в одну сторону главного побега, поднимаются вверх и, становясь вертикальными, некоторое время сохраняют это положение, пока усик производит круговое движение. Отклонение и подъем черешка одного такого листа были зарисованы на вертикальной стеклянной пластинке под потолочным окном. Пройденный путь в большей своей части образовал почти прямую линию, но с двумя хорошо выраженными зигзагами (один из них образовал угол в 112°), что указывает на круговую нутацию.

У одного молодого листа Dionaea его еще сомкнутые лопасти составляли с черешком прямой угол и медленно поднимались. К нижней стороне средней жилки

была приклеена стеклянная нить, и ее движения зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке. Вечером была зарегистрирована одна круговая нутация, а на следующий день, как уже описано выше (см. рис. 106, стр. 306), нить поднималась, образуя ряд зигзагообразных линий с острыми углами, очень близких по характеру к эллипсам. Это движение, несомненно, было обусловлено эпинастией, которой содействовал апогеотропизм, ибо сомкнутые лопасти очень молодого листа на растении, которое было положено горизонтально, двигались вместе с черешком приблизительно по той же линии, по какой они двигались бы, если бы растение стояло вертикально. Однако в то же время обе половинки листа изгибались в стороны и вверх и в результате приняли неестественное положение, наискось к плоскости листообразного черешка.

Так как гипокотили и эпикотили некоторых растений, выступая из семенных покровов, имеют дугообразную форму, то сомнительно, чтобы изгиб этих частей, неизменно наблюдающийся при их пробивании через почву, всегда можно было рассматривать как результат эпинастии; но когда эти органы сначала бывают прямыми, а изгибаются позже, что случается нередко, тогда изгиб наверное обусловлен эпинастией. Пока дуга окружена плотной землей, она должна сохранять свою форму, но как только она выходит на поверхность, или даже раньше, если ее искусственно освободить от окружающего давления, она начинает выпрямляться, и это, несомненно, следует приписать главным образом гипонастии. В нескольких случаях зарисовывалось движение верхней и нижней половины дуги, а также верхушки, и оказалось, что пройденный ими путь был более или менее зигзагообразным, что указывало на видоизмененную круговую нутацию.

У многих растений, особенно у лазящих, верхняя часть побега изогнута крючком, так что верхушка его направлена вертикально вниз. У семи родов вьющихся растений * образование крючка, или, как это явление было названо Саксом, нутация верхушки, обусловлено главным образом усилением круговой нутации. Другими словами, на одной стороне рост настолько усиливается, что под его влиянием побег перегибается в противоположную сторону, образуя таким образом крючок. Затем продольная линия, или зона роста, немного перемещается вокруг побега в сторону, так что слегка изменяется направление крючка, и это продолжается до тех пор, пока крючок не перегнется в противоположную сторону. В конце концов, он возвращается обратно в точку, откуда началось движение. Это было установлено путем нанесения тушью тонких линий вдоль выпуклой поверхности нескольких крючков; оказалось, что сначала линия медленно перемещалась вбок, затем появилась на вогнутой поверхности и, в конце концов, возвратилась снова на выпуклую. У *Lonicera brachypoda* крючкообразная конечная часть вращающегося побега периодически выпрямляется, но никогда не изгибается в противоположную сторону. Другими словами, периодически усиливающийся рост вогнутой стороны крючка достаточен только, чтобы выпрямить его, но недостаточен, чтобы вызвать изгиб в противоположную сторону. Изгибание верхушки крючком полезно вьющимся растениям в том отношении, что помогает им охватывать подпорку, а впоследствии дает им возможность обвиться около подпорки значительно более плотно, чем это могло бы быть достигнуто другим путем. Мы часто наблюдали, что благодаря этому растения предохраняются от сбрасывания сильным ветром. Мы не знаем, можно ли приобретаемым таким образом преимуществом объяснить то, что верхушки вьющихся растений так часто изогнуты крючком. Дело в том, что эта особенность довольно часто наблюдается и у не лазящих

* «Движения и повадки лазящих растений» [см. этот том, стр. 51].

растений, а также у некоторых лазящих (например, Vitis, Ampelopsis, Cissus и др.), которым она не оказывает при лазании никакой помощи.

Что касается случаев, когда кончик остается все время изогнутым в одну сторону, как у только что названных родов, то наиболее простое объяснение их заключается в том, что этот изгиб обусловлен непрерывным усиленным ростом вдоль выпуклой стороны. Однако Визнер утверждает,* что изгиб верхушки крючком во всех случаях является результатом ее пластичности и веса — заключение, которое на основании всего, что мы наблюдали у различных вьющихся растений, следует признать безусловно ошибочным. Тем не менее, мы вполне допускаем что вес органа, так же как и геотропизм и пр., иногда может играть здесь некоторую роль.

Ampelopsis tricuspidata. — Это растение лазит при помощи липких усиков, и крючкообразные верхушки побегов, повидимому, не приносят ему никакой пользы. Образование крючка, насколько мы могли выяснить, зависит, главным образом, от действия на верхушку эпинастии и геотропизма. Нижние, более старые части под влиянием гипонастии и апогеотропизма непрерывно выпрямляются. Мы полагаем, что вес верхушки не играет существенной роли, ибо у горизонтальных или наклонных побегов крючок часто имеет горизонтальное положение или даже направлен вверх. Кроме того, вместо крючков, побеги часто образуют петли, и в этом случае конечная часть не свисает вертикально вниз, что имело бы место, если бы тяжесть была действующей причиной, а принимает горизонтальное положение или даже направлена вверх. Побег, который заканчивался открытым крючком, был укреплен неподвижно с сильным наклоном вниз, так что вогнутая сторона была обращена вверх, и в результате верхушка сначала изогнулась вверх. Повидимому, это было обусловлено эпинастией, а не апогеотропизмом, ибо верхушка, пройдя через отвесное положение, вскоре изогнулась вниз с такой скоростью, что у нас не могло быть сомнения в том, что этому движению, по крайней мере, способствовал геотропизм. Таким образом, в течение нескольких часов крючок превратился в петлю, причем кончик побега был направлен прямо вниз. Длинная ось петли вначале была горизонтальна, но затем сделалась вертикальной. В то же самое время базальная часть крючка (а позже, следовательно, петли) медленно изогнулась вверх, что должно быть полностью приписано апогеотропизму, действовавшему против гипонастии. Затем петля была прикреплена в обратном положении, т. е. верхней стороной вниз, так что ее базальная половина должна была подвергаться одновременному воздействию и гипонастии (если она имела место) и апогеотропизма. В результате, в течение всего 4 часов она так сильно изогнулась вверх, что едва ли можно было сомневаться в одновременном действии обеих сил. В то же время петля сделалась открытой и, таким образом, вновь превратилась в крючок, что, повидимому, явилось следствием геотропического движения верхушки, противоположного эпинастии. У *Ampelopsis hederacea*, насколько мы могли выяснить, тяжесть играет более значительную роль в крючкообразном изгибании кончика.

Чтобы установить, как двигались побеги *A. tricuspidata*, когда они выпрямлялись под соединенным воздействием гипонастии и апогеотропизма, по простому ли прямому пути или же нутируя по кругу, к вершинам четырех крючкообразных кончиков, находившихся в естественном положении, были прикреплены стеклянные нити, движение которых зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке. Все четыре чертежа в основном были похожи один на другой, и мы приведем только одни из них (см. рис. 122). Сначала нить поднималась, из чего было видно, что крючок выпрямлялся. Затем она делала зиг-

* «Sitzb. d. k. Akad. der Wissensch.», Wien, Jan. 1880, S. 16.

заги и немного передвинулась влево между 9 часами 25 минутами утра[60] и 9 часами вечера. От этого последнего часа 13-го до 10 часов 50 минут следующего утра (14-го) крючок продолжал выпрямляться, а затем передвинулся зигзагами на небольшое расстояние вправо. Но от 1 часа дня до 10 часов 40 минут вечера 14-го движение происходило в обратную сторону, и побег сильнее изогнулся крючком. В течение ночи, от 10 часов 40 минут вечера до 8 часов 15 минут утра 15-го, крючок снова разгибался, т. е. выпрямлялся. К этому времени стеклянная нить поднялась так высоко, что больше не было возможности аккуратно зарисовывать ее движения. К 1 часу 30 минутам того же дня вершина прежней дуги, или крючка, сделалась совершенно прямой и вертикальной. Таким образом, не могло быть сомнений в том, что выпрямление изогнутого крючком побега этого растения происходит путем круговой нутации дугообразной части, т. е. путем чередующегося роста верхней и нижней поверхности, преимущественно, однако, нижней, с некоторыми небольшими отклонениями в стороны.

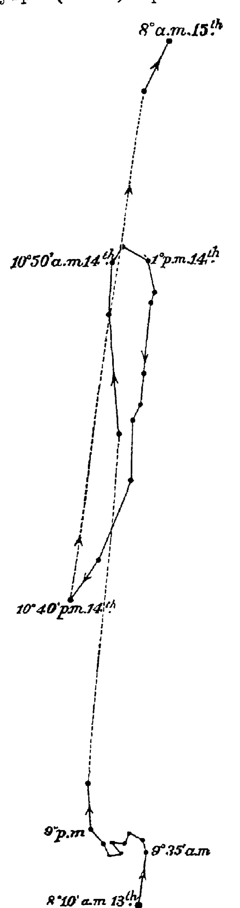


Рис. 122. *Ampelopsis tricuspidata*

Гипонастическое движение крючкообразного кончика главного побега; зарисовывалось от 8 часов 10 минут утра 13 июля до 8 часов утра 15-го. Верхушка побега находилась в $5^1/_2$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Растение освещалось через окно в потолке. Темп. $17^1/_2$—19° С. Диаграмма уменьшена до одной трети первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Мы имели возможность зарисовывать движение другого выпрямляющегося побега в течение более длительного периода (благодаря его более медленному росту и тому, что он был помещен на большем расстоянии от вертикальной стеклянной пластинки), а именно, от раннего утра 13 июля до позднего вечера 16-го. В течение всего дня 14-го крючок выпрямлялся очень мало, однако он делал зигзаги и ясно нутировал по кругу приблизительно вокруг одного и того же места. К 16-му он почти выпрямился, и в дальнейшем чертеж уже не был точным, но все же было ясно, что побег совершал еще значительные движения и вверх, и вниз, и в стороны, так как вершина побега, продолжая выпрямляться, становилась иногда на короткое время более изогнутой, что заставляло нить дважды в течение дня опускаться.

Smithia Pfundii.— Упругие верхушки побегов этого африканского бобового водного растения образуют с находящимся ниже участком стебля прямой угол; однако это наблюдается лишь при быстром росте; если же растение перенести в прохладное место, то верхушки стеблей выпрямляются, подобно тому, как это бывает под конец вегетационного периода. Направление изогнутой под прямым углом части не зависит от главного источника света. Однако на основании наблюдений над влиянием на эти растения продолжительного затемнения, в течение которого несколько побегов за два или три дня сделались вертикальными или почти вертикальными, а после возвращения на свет снова изогнулись под прямым углом, мы полагаем, что изгиб частично обусловлен афелиотропизмом, которому, повидимому, несколько противодействует апогеотропизм. С другой стороны, наблю-

дая, как ведет себя побег, привязанный верхушкой вниз, так что прямой угол обращен вершиной кверху. мы пришли к мысли, что этот изгиб частично обусловлен эпинастией. По мере того как отогнутый под прямым углом участок вертикального стебля растет и становится старше, нижняя часть выпрямляется. Это происходит вследствие гипонастии. Всякий, кто читал недавнюю статью Сакса о вертикальном и наклонном положении частей растений,* поймет, насколько труден этот предмет, и не будет удивляться той неуверенности, с которой мы высказываемся в этом и в других подобных случаях.

Растение, имевшее 20 дюймов в высоту, было привязано к палочке чуть ниже изогнутой верхушки, составлявшей с ниже расположенной частью стебля угол, несколько меньший прямого. Побег был направлен в сторону от наблюдателя. Стеклянная нить, обращенная к вертикальной стеклянной пластинке, на которой зарисовывался чертеж, была прикреплена к выпуклой поверхности изогнутой части. Поэтому *нисходящие* линии на рисунке представляют выпрямление изогнутой части, по мере того как она росла и становилась старше. Чертеж (рис. 123) был начат в 9 часов утра 10 июля. Сначала нить двигалась лишь незначительно по зигзагообразной линии, но в 2 часа дня начался подъем, который продолжался до 9 часов вечера. Это доказывает, что конечная часть еще больше изогнулась вниз. После 9 часов вечера 10-го началось движение в противоположную сторону, и изогнутая часть начала выпрямляться, что продолжалось до 11 часов 10 минут утра 12-го, но прерывалось несколькими небольшими колебаниями и зигзагами, указывающими на движение в различных направлениях. После 11 часов 10 минут утра 12-го эта часть стебля, еще значительно изогнутая, заметным образом нутировала по кругу приблизительно до 3 часов дня 13-го. Но в течение всего этого времени преобладало нисходящее движение нити, вызванное непрерывным выпрямлением стебля. К полудню 13-го верхушка, отклонявшаяся первоначально от отвесной линии более, чем на прямой угол, вследствие роста сделалась почти прямой, так что продолжать далее чертеж на вертикальной стеклянной пластинке оказалось невозможным. Таким образом, не могло быть сомнений в том, что выпрямление резко изогнутого участка растущего стебля этого растения, которое кажется полностью обусловленным гипонастией, является результатом видоизмененной круговой нутации. Мы можем только прибавить, что у другого растения нить была прикреплена иным способом, поперек изогнутой верхушки, и наблюдения обнаружили в общем тот же характер движения.

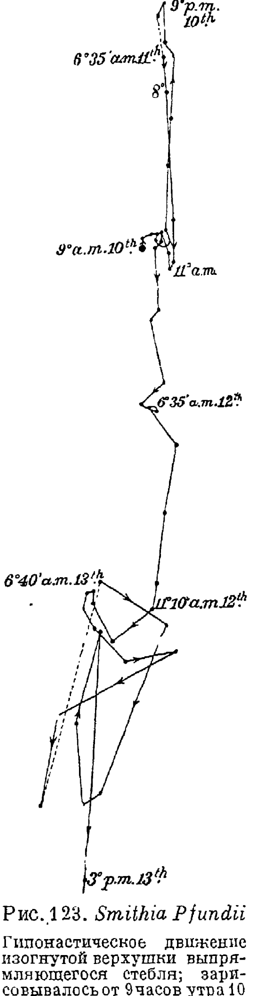


Рис. 123. *Smithia Pfundii*

Гипонастическое движение изогнутой верхушки выпрямляющегося стебля; зарисовывалось от 9 часов утра 10 июля до 3 часов дня 13-го. Верхушка находилась в $9^1/_2$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Диаграмма уменьшена до одной пятой первоначальной величины. Растение освещалось через потолочное окно. Темп. $17^1/_2$—19° С. [*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

* «Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile», «Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg», Heft II, 1879, S. 226.

Trifolium repens. — У многих, но не у всех видов Trifolium после увядания отдельных маленьких цветков цветоножки их изгибаются вниз и свисают параллельно верхней части цветоноса. У *Trifolium subterraneum* цветонос изгибается

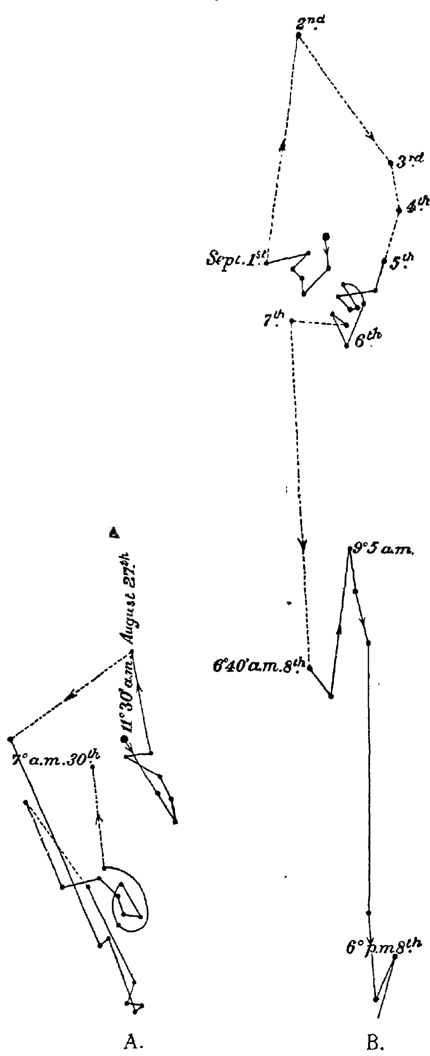


Рис. 124. *Trifolium repens*

Круговое нутационное и эпинастическое движение цветоножки одного цветка, зарисованное на вертикальной стеклянной пластинке под потолочным окном: в А от 11 часов 30 минут утра 27 августа до 7 часов утра 30-го; в В от 7 часов утра 30 августа до 6 часов с несколькими минутами вечера 8 сентября.

вниз перед зарыванием бобов в землю, и у этого вида цветоножки отдельных цветков изгибаются вверх, так что занимают относительно верхней части цветоноса такое же положение, как у *Tr. repens*. Уже один этот факт делает вероятным, что движения цветоножек отдельных цветков у *Tr. repens* не зависят

от геотропизма. Тем не менее, чтобы проверить это предположение, мы привязали несколько цветочных головок к небольшим палочкам верхней стороной вниз, другие же в горизонтальном положении. Однако цветоножки всех цветков под влиянием гелиотропизма быстро изогнулись вверх. В виду этого мы защитили от света несколько цветочных головок, точно таким же способом привязанных к палочкам, и хотя некоторые из них загнили, все же многие цветоножки их отдельных цветков очень медленно отклонились от своего перевернутого или горизонтального положения и расположились, как обычно, параллельно верхней части цветоноса. Эти факты показывают, что описанное движение не зависит от геотропизма или афелиотропизма. Оно должно быть поэтому приписано эпинастии, которой, однако, противодействует гелиотропизм, по крайней мере, у молодых цветков. Большинство вышеупомянутых цветков никогда не оплодотворялись вследствие отсутствия пчел. Поэтому они увядали очень медленно, и движения цветоножек отдельных цветков точно так же были сильно замедлены.

Чтобы установить природу движения цветоножки, изгибающейся вниз, к верхней части чашечки не вполне раскрывшегося и почти вертикального цветка, находившегося приблизительно в центре головки, была прикреплена в поперечном положении стеклянная нить. Цветонос чуть ниже головки был привязан к палочке. Чтобы можно было видеть метки на стеклянной нити, несколько цветков на нижней стороне головки были срезаны. Цветок, над которым велись наблюдения, сначала немного отклонился от своего вертикального положения в сторону свободного пространства, образовавшегося вследствие удаления соседних цветков. Это заняло два дня, по истечении которых был начат новый чертеж (рис. 124). В А мы видим сложный путь, пройденный во время круговой нутации от 11 часов 30 минут утра 26 августа до 7 часов утра 30-го. Затем горшок был чуть-чуть передвинут вправо, и чертеж без перерыва продолжался от 7 часов утра 30 августа до 6 часов вечера 8 сентября. Необходимо отметить, что в большинство этих дней каждое утро в один и тот же час наносилась всего одна точка. Когда же наблюдения над цветком производились более тщательно, как 30 августа и 5 и 6 сентября, оказывалось, что он нутировал по кругу на небольшом пространстве. Наконец, 7 сентября он начал изгибаться вниз, и это продолжалось до 6 часов вечера 8-го и даже до утра 9-го, когда уже не было более возможности зарисовывать его движения на вертикальной стеклянной пластинке. Тщательные наблюдения производились в течение целого дня 8 сентября, причем к 10 часам 30 минутам вечера он опустился до точки, лежавшей ниже на две трети длины приведенного здесь рисунка. Однако из-за недостатка места чертеж в В был скопирован лишь до 6 часов вечера с небольшим. На утро 9-го цветок увял, и его цветоножка стояла теперь под углом в 57° ниже горизонта. Если бы цветок был оплодотворен, то он увял бы гораздо раньше и двигался бы значительно более быстро. Таким образом, мы видим, что цветоножка отдельного цветка колебалась вверх и вниз, т. е. нутировала по кругу, в течение всего своего нисходящего эпинастического пути.

Цветоножки оплодотворенных и увядших цветков *Oxalis carnosa* точно так же вследствие эпинастии изгибаются вниз, как это будет показано в одной из следующих глав. Опускаясь, они движутся по сильно зигзагообразной линии, что указывает на круговую нутацию.

Количество случаев, в которых различные органы движутся вследствие эпинастии или гипонастии, часто в комбинации с другими силами и для самых разнообразных целей, является, повидимому, неисчерпаемо большим. Из различных же примеров, которые были здесь приведены, мы можем с уверенностью заключить, что эти движения представляют собою видоизмененную круговую нутацию.

ГЛАВА VI

ВИДОИЗМЕНЕННАЯ КРУГОВАЯ НУТАЦИЯ: ДВИЖЕНИЯ СНА, ИЛИ НИКТИТРОПИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ, И ИХ ПОЛЬЗА; СОН СЕМЯДОЛЕЙ

Предварительный очерк движений сна, или никтитропических движений, листьев.— Присутствие подушечек. — Уменьшение излучения как конечная причина никтитропических движений. — Способ постановки опытов над листьями Oxalis, Arachis, Cassia, Melilotus, Lotus и Marsilea, а также над семядолями Mimosa. — Заключительные замечания об излучении из листьев. — Небольшие различия в условиях приводят к большим различиям в результатах. — Описание никтитропического положения и движений семядолей различных растений. — Перечень видов. — Заключительные замечания. — Независимость никтитропических движений листьев и семядолей у одного и того же вида. — Основания, позволяющие думать, что эти движения были приобретены для определенной цели.

Так называемый сон листьев представляет собою явление настолько заметное, что оно было известно уже во времена Плиния,* а с тех пор, как Линней опубликовал свою знаменитую работу «Somnus Plantarum», это явление было предметом нескольких исследований.[61] Многие цветы ночью закрываются, и о них также говорят, что они спят, но мы не будем касаться здесь этих движений, ибо хотя они осуществляются при помощи того же механизма, что и у молодых листьев, а именно, неодинакового роста противоположных сторон (как это впервые доказано Пфеффером), все же они существенно отличаются тем, что их возбуждают, главным образом, изменения температуры, а не света, и насколько мы можем судить, они производятся для другой цели. Едва ли кто-либо допустит, что между сном животных и сном растений, будут ли это листья или цветы, существует реальная аналогия.** Поэтому нам кажется рациональным дать так называемым сонным движениям растений особое наименование. Эти движения обыкновенно смешивались также, под названием «периодических», с небольшим дневным подъемом и опусканием листьев, описанным в четвертой главе, что делает еще более желательным дать движениям сна какое-либо отдельное название. Термины «никтитропизм»[62] и «никтитропический», т. е. изгибающийся ночью, могут быть применены и к листьям, и к цветам, и иногда мы будем ими пользоваться; однако было бы лучше ограничить применение этого термина одними листьями. Листья некоторых растений, будучи ярко освещены солнцем, движутся либо вверх, либо вниз, и это движение

* Пфеффер дал ясный и интересный очерк истории этого предмета в своей работе «Die periodischen Bewegungen der Blattorgane», 1875, S. 163.

** Ш. Руайе составляет, однако, исключение: см. «Annales des Sc. Nat.» (5-я серия), Bot., vol. IX, 1868, p. 378.

иногда называли дневным сном; но мы полагаем, что по своей природе оно существенно отличается от ночного движения, и рассмотрим его вкратце в одной из следующих глав.

Сон, или никтитропизм, листьев представляет собою обширную тему, и мы думаем, что удобнее всего дать сначала краткое описание положения, принимаемого листьями ночью, а также указать преимущества, которые, повидимому, доставляет это движение. Затем будут описаны подробно более замечательные случаи — то, что касается семядолей, в настоящей главе, а то, что относится к листьям, в следующей. Наконец, будет показано, что эти движения происходят от круговой нутации, сильно видоизмененной и урегулированной чередованием дня и ночи, или света и темноты, но что они до известной степени являются также наследственными.

Когда листья засыпают, то они движутся либо вверх, либо вниз, а в случае листочков сложных листьев,—вперед, т. е. в направлении к верхушке листа, или назад, т. е. к его основанию. С другой стороны, они могут вращаться вокруг своих собственных осей, не двигаясь ни вверх, ни вниз. Однако почти во всех случаях плоскость листовой пластинки располагается таким образом, что ночью она стоит приблизительно или совершенно вертикально. Поэтому к зениту могут быть обращены или верхушка, или основание, или боковой край. Кроме того, верхняя поверхность каждого листа и, в особенности, каждого листочка часто приводится в тесное соприкосновение с поверхностью противоположного, причем это осуществляется иногда путем своеобразных и сложных движений. Этот факт наводит на мысль, что верхняя поверхность нуждается в большей защите, чем нижняя. Например, конечный листочек Trifolium, приняв вследствие вечернего подъема вертикальное положение, часто продолжает изгибаться дальше до тех пор, пока верхняя его поверхность не окажется направленной вниз, а нижняя не будет полностью обращена к небу, так что над двумя боковыми листочками, верхние поверхности которых тесно прижаты одна к другой, образуется изогнутая дугою крыша. Здесь перед нами необычный случай, когда один из листочков не принимает ночью вертикального или почти вертикального положения.

Если иметь в виду, что, принимая свое никтитропическое положение, листья часто передвигаются на угол в 90°; что вечером движение отличается быстротой; что в некоторых случаях, как мы увидим из следующей главы, оно необычайно сложно; что у некоторых проростков, настолько развившихся, что они уже несут настоящие листья, семядоли ночью двигаются вертикально вверх, между тем как листочки в то же самое время движутся вертикально вниз; что у растений, принадлежащих к одному и тому же роду, листья или семядоли одних видов движутся вверх, тогда как у других видов они движутся вниз, — если иметь в виду эти и другие подобные факты, то едва ли можно сомневаться в том, что такая замечательная способность к движению должна давать обладающим ею растениям какие-то значительные выгоды.

Никтитропические движения листьев и семядолей осуществляются двумя путями:* во-первых, при помощи подушечек, у которых, как показал Пфеффер, попеременно становятся более тургесцентными противоположные стороны, и во-вторых, путем усиления роста в длину сперва

* На это различие (согласно Пфефферу, см. его «Die periodischen Bewegungen der Blattorgane», 1875, S. 161) впервые указал Дассен в 1837 году.

на одной стороне черешка или средней жилки, а затем на противоположной, что впервые было доказано Баталиным.* Но так как де Фриз** показал, что в этих последних случаях усилению роста предшествует увеличение тургора клеток, то различие между двумя вышеупомянутыми способами движения значительно уменьшается и заключается, главным образом, в том, что у вполне развитой подушечки увеличение тургора клеток не сопровождается ростом. Если сравнить движения листьев или семядолей, снабженных подушечкой и лишенных ее, то окажется, что они очень похожи, и, повидимому, преследуют одну и ту же цель. Поэтому, имея в виду интересующий нас предмет, повидимому, не следует рассматривать две вышеупомянутые категории случаев как две различные группы. Между ними существует все же одно важное различие, а именно: движения, обусловленные попеременным ускорением роста на противоположных сторонах, наблюдаются только у молодых растущих листьев, тогда как движения, производимые при помощи подушечек, происходят и позже, в течение долгого времени. Мы уже видели хорошие примеры движений этого последнего типа у семядолей, и то же самое, по наблюдениям Пфеффера и по нашим, имеет место у листьев. Большая продолжительность никтитропических движений, производимых при помощи подушечек, указывает, в дополнение к уже приведенным данным, на функциональную важность этих движений для растения. Существует и еще одно различие между этими двумя категориями явлений, а именно, закручивание листьев наблюдается только в тех случаях, когда имеется подушечка, в других же его совсем не бывает или же оно происходит очень редко;*** однако, как можно заключить из иных примеров, приводимых Франком,**** это утверждение относится только к периодическим и никтитропическим движениям.

Тот факт, что листья многих растений, принимая ночью то или иное положение, весьма отличающееся от дневного, все одинаково избегают направлять свои верхние поверхности к зениту, а также то обстоятельство, что противоположные листья или листочки при этом часто еще приходят в тесное соприкосновение друг с другом, как нам кажется, ясно показывает, что этим достигается защита верхних поверхностей от охлаждения ночью вследствие лучеиспускания.[63] Нет ничего невероятного в том, что верхняя поверхность больше нуждается в защите, чем нижняя, так как они отличаются и по функции, и по строению. Все садовники знают, что растения страдают от лучеиспускания. Именно последнего, а не холодных ветров боятся крестьяне южной Европы, возделывающие маслины.***** Для защиты проростков от излучения часто применяют очень тонкий покров из соломы, а фруктовые деревья у стен защищают при помощи небольшого количества еловых веток или даже просто протянутой над ними рыболовной сети. Существует разновидность крыжовника,****** у которой цветы, развиваясь раньше, чем листья, не защищены последними от излучения и потому часто не прино-

* «Flora», 1873, S. 433.

** «Bot. Zeitung», 1879, 19 Dec., S. 830.

*** Pfeffer, «Die period. Beweg. der Blattorgane», 1875, S. 159.

**** «Die nat. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen», 1870, S. 52.

***** Martins в «Bull. Soc. Bot. de France», tome XIX, 1872. Уэлз в своем известном «Essay on Dew» [«Исследовании о росе»] указывает, что в выставленном на дворе термометре ртуть поднимается всякий раз, когда высоко в небе через зенит проходит хотя бы легкое облачко. [64]

****** «Loudon's Gardener's Mag.», vol. IV, 1828, p. 112.

сят плодов. Один превосходный наблюдатель * заметил, что у одной разновидности вишни, у которой лепестки цветов были сильно отогнуты назад, все рыльца после сильного мороза оказались убитыми, между тем как в то же самое время у другой разновидности с неотогнутыми лепестками рыльца нисколько не были повреждены.

Мысль, что сон листьев предохраняет их от ночного охлаждения путем лучеиспускания, несомненно была бы высказана уже Линнеем, если бы к тому времени принцип излучения был открыт.[65] Во многих местах своего «Somnus Plantarum» он высказывает предположение, что ночное положение листьев защищает молодые стебли и почки, а часто и молодые соцветия, от холодных ветров. Мы совершенно не сомневаемся, что таким образом могут быть приобретены и другие преимущества. У некоторых растений, например у *Desmodium gyrans*, мы наблюдали, что в то время как пластинка листа ночью опускается вертикально вниз, черешок поднимается, и вследствие этого, чтобы принять вертикальное положение, пластинке приходится передвигаться на больший угол, чем это было бы необходимо в другом случае. Однако в результате все листья этого растения собираются вместе, как бы для взаимной защиты.

Вначале мы сомневались, может ли излучение оказывать сколько-нибудь значительное влияние на такие тонкие предметы, как многие семядоли и листья, и, в особенности, различным образом влиять на их верхние и нижние поверхности; ибо хотя температура их верхних поверхностей при экспонировании под открытым небом в ясную погоду, несомненно, должна была снижаться, все же мы думали, что они так быстро должны приобретать температуру окружающего воздуха, вследствие теплопроводности, что едва ли могло составить для них ощутительную разницу то обстоятельство, в каком положении они находятся: в горизонтальном, излучая в открытое небо, или же в вертикальном, лучеиспуская главным образом вбок, в сторону соседних растений и других предметов. Поэтому мы попытались установить кое-что по этому вопросу, не давая возможности листьям некоторых растений принимать положение сна и выставляя их, вместе с другими листьями тех же самых растений, уже принявшими свое ночное вертикальное положение, под открытое небо при температуре ниже точки замерзания. Наши опыты показывают, что листья, принужденные таким образом оставаться ночью в горизонтальном положении, были повреждены морозом значительно сильнее, чем те, которым была предоставлена возможность принять свое нормальное вертикальное положение. Можно, однако, сказать, что заключения, выведенные на основании таких наблюдений, неприменимы к спящим растениям, обитателям стран, где не бывает морозов. Но в каждой стране и в каждое время года листьям приходится подвергаться ночному охлаждению вследствие излучения, которое в известной степени может быть для них вредным и которого они могут избежать, принимая вертикальное положение.

В своих опытах мы не давали листьям возможности принимать никтитропическое положение, главным образом путем прикрепления их тончайшими энтомологическими булавками (которые не могли ощутительно повредить их) к тонким пробочным пластинкам на палочках. Но в некоторых случаях они пригибались вниз тонкими полосками картона, в других же — путем защемления их черешков в щелях, сделан-

* Mr. Rivers, «Gardener's Chron.», 1866, p. 732.

ных в пробке. Сначала листья прикреплялись вплотную к самой пробке, так как мы думали, что пробка, которая является плохим проводником и перед опытом сохранялась дома, будет слегка согревать листья, тем более, что они не выставлялись на продолжительное время. Следовательно, если бы эти листья оказались поврежденными морозом в большей степени, чем свободные вертикально стоящие листья, то вред горизонтального положения сделался бы еще более очевидным. Однако мы нашли, что если в результатах можно было подметить какое-либо различие, что бывало лишь изредка, то листья, плотно прижатые к пробке, страдали значительно больше, чем листья, прикрепленные очень длинными и тонкими булавками и отстоявшие от пробки на $^1/_2$—$^3/_4$ дюйма. Это различие в результатах, любопытное и само по себе, ибо оно показывает, как очень малые различия в условиях влияют на величину причиняемого ущерба, по нашему мнению, может быть объяснено тем, что окружающий более теплый воздух не мог свободно циркулировать под плотно пришпиленными листьями и таким образом слегка нагревать их. Этот вывод подкрепляется некоторыми аналогичными фактами, которые будут приведены позже.

Теперь мы намерены подробно описать произведенные нами опыты. Они были связаны с затруднениями, вытекающими из невозможности предугадать, какую степень охлаждения могли перенести листья различных видов. У многих растений оказывались убитыми все листья, как укрепленные в горизонтальном положении, так и те, которым была предоставлена возможность спать, т. е. вертикально подниматься вверх или опускаться вниз. У других же, наоборот, все листья оставались неповрежденными, и их приходилось вновь выставлять либо на более продолжительное время, либо при более низкой температуре.

Oxalis acetosella. — Очень большой горшок [с кустом], густо покрытым листьями, число которых достигало 300—400, всю зиму выдерживался в теплице. Семь горизонтально раскрытых листьев были пришпилены булавками и 16 марта в течение двух часов экспонировались при ясном небе и при температуре в окружающей траве —4°С (24—25°F). На следующее утро все семь листьев были найдены совершенно убитыми, такими же оказались многие из свободных, которые перед тем заснули, из них около 100 мертвых или побуревших и поврежденных были оторваны и удалены. У некоторых листьев небольшое повреждение проявилось в том, что они не раскрывались в течение всего следующего дня, хотя позже они оправились. Так как все листья, приколотые булавками в раскрытом состоянии, были убиты, из остальных же всего лишь около трети, или четверти были или убиты или повреждены, то мы имели некоторое основание заключить, что сильнее других пострадали те листья, которым помешали принять их вертикальное свисающее положение.

Следующая ночь (17-го) была ясная и почти столь же холодная (от —3° до —4°С в траве), и горшок был снова выставлен, однако на этот раз всего на 30 минут. Восемь листьев были приколоты булавками, и на утро два из них оказались мертвыми, между тем как ни один из всех остальных листьев на многочисленных растениях не был даже поврежден.

23-го горшок был выставлен на 1 час 30 минут при температуре в траве всего —2°С, и ни один из листьев не оказался поврежденным; однако все приколотые раскрытые листья находились на $^1/_2$ — $^3/_4$ дюйма выше пробки.

24-го горшок снова был поставлен на землю и выставлен под открытое небо на 35—40 минут. По ошибке термометр был помещен не в траве, а оставлен неподалеку на солнечных часах на высоте 3 футов. Он показывал 25—26°F (от —3,3

до —3,8°C), а еще через 1 час снизился до 22°F (—5,5°C). Таким образом, горшок, вероятно, находился при температуре значительно более низкой, чем в двух первых случаях. Восемь листьев были приколоты булавками, одни вплотную к пробке, другие несколько выше, и на следующее утро пять из них (т. е. 63%) оказались убитыми. Подсчитывая одну порцию листьев, мы установили, что из 250 листьев, получивших возможность спать, было убито около 20 (т. е. всего 8%) и повреждено около 30.

Рассматривая эти случаи, не приходится сомневаться в том, что если листья этого вида Oxalis имеют возможность принять ночью свое нормальное поникшее положение, то они страдают от мороза значительно меньше, чем те (числом 23), верхние поверхности которых были обращены к зениту.

Oxalis carnosa. — Одно растение этого чилийского вида, несколько раскрытых листьев которого были приколоты булавками, было выставлено на 30 минут под открытое небо при температуре —2°C, и ни один из листьев всего этого кустистого растения нисколько не был поврежден. 16-го марта другое растение экспонировалось таким же образом 30 минут при температуре в траве только немного более низкой, а именно от —3° до —4°C. Шесть листьев были приколоты в раскрытом состоянии и на следующее утро пять из них оказались сильно побуревшими. Растение было большое, и ни один из свободных листьев, которые спали, свисая вертикально, не побурел, за исключением четырех очень молодых листочков. Но три других листа, хотя и не побурели, имели вид полуувядших и сохраняли свое ночное положение в течение всего следующего дня. В этом случае было ясно, что листья, обращенные своей поверхностью к зениту, пострадали больше других. Тот же самый горшок позже был выставлен на 35—40 минут в несколько более холодную ночь, и все листья, как приколотые в раскрытом состоянии, так и оставленные на свободе, оказались убитыми. Следует прибавить, что два горшка *O. corniculata* (var. Atropurpurea) были выставлены на 2 и на 3 часа при ясном небе и при температуре в траве —2°C, и в результате ни один из листьев, как свободных, так и приколотых в раскрытом состоянии, нисколько не был поврежден.

Arachis hypogaea. — Несколько растений в одном горшке были выставлены ночью при ясном небе на 30 минут, причем температура в окружающей траве равнялась —2°C; в следующие две ночи они снова выставлялись при той же температуре, но на этот раз в течение 1 часа 30 минут. Ни в одном случае ни один лист, ни из приколотых, ни из оставленных на свободе, не был поврежден. Это нас очень удивило, ибо родиной этого растения является тропическая Африка. После этого два растения были выставлены (16 марта) при ясном небе на 30 минут, причем температура окружающей травы на этот раз была более низкой, а именно между —3° и —4° C; в результате все четыре приколотых раскрытых листа оказались убитыми и почерневшими. На этих двух растениях находилось еще 22 свободных листа (не считая нескольких очень молодых чешуевидных листочков); из них только два были убиты и три немного повреждены, т. е. убито или повреждено было 23%, тогда как все четыре листа, приколотые булавками, были совершенно убиты.

В другую ночь два горшка с несколькими растениями были выставлены на 35—40 минут при ясном небе и, быть может, при значительно более низкой температуре, ибо термометр на стоявших здесь же солнечных часах на высоте 3 футов показывал от —3,3° до —3,8°C. В одном горшке было три раскрытых приколотых листа, и все они были сильно повреждены. Из 44 нетронутых листьев оказались поврежденными 26, т. е. 59%. В другом горшке были приколоты раскрытыми 3 листа, и все они были убиты. Четырем другим листьям помешали заснуть путем приклеивания поперек них узких полосок плотной бумаги, и все они оказались убитыми. Из 24 нетронутых листьев 10 были уби-

ты, 2 сильно повреждены и 12 остались неповрежденными, т. е. 50% этих листьев оказались либо убитыми, либо сильно поврежденными. Если взять оба горшка вместе, то можно сказать, что более половины свободных листьев, находившихся в состоянии сна, оказались либо убитыми, либо поврежденными, между тем как все десять горизонтально распростертых листьев, которым помешали спать, были либо убиты, либо сильно повреждены.

Cassia floribunda.— Один куст был выставлен ночью при ясном небе на 40 минут при температуре в окружающей траве —2°С, и ни один лист не был поврежден.* На следующую ночь, когда температура в траве достигала —4°С, он был снова выставлен, и теперь все листья этого большого куста, как приколотые булавками, так и свободные, были убиты, почернели и сморщились, за исключением листьев одной маленькой нижней ветви, которая была слегка защищена листьями верхних ветвей. Позже другой высокий куст, у которого четыре из его больших сложных листьев были приколоты в горизонтальном положении, был выставлен (при той же самой температуре окружающей травы, т. е. при —4° С), но только на 30 минут. На следующее утро все листочки этих четырех листьев оказались мертвыми, причем и верхняя и нижняя поверхности их совершенно почернели. Из многочисленных свободных листьев этого куста почернело всего семь, и только у одного из них (более молодого и более нежного, че́м любой из приколотых листьев) почернели обе поверхности листочков. Контраст в этом последнем отношении хорошо демонстрировал один из свободных листьев, находившийся между двумя приколотыми раскрытыми, а именно, у этих последних нижние поверхности их листочков были черны, как чернила, в то время как расположенный между ними свободный лист, хотя и сильно поврежденный, еще сохранял на нижней поверхности листочков ясно зеленый оттенок. На этом кусте особенно резко обнаружился вред, наносимый листьям тем, что они ночью лишены возможности принять свое нормальное свисающее положение; ибо если бы им всем помешали это сделать, то все без исключения листья на кусте при такой 30-минутной экспозиции наверное были бы совершенно умерщвлены. Опускаясь вечером вниз, листья поворачиваются вокруг своей оси, так что верхняя поверхность обращена внутрь и, таким образом, лучше защищена, чем обращенная наружу нижняя поверхность. Тем не менее, во всех случаях, когда между ними можно было уловить некоторое различие, верхняя поверхность оказывалась более почерневшей, чем нижняя. Обусловливалось ли это тем, что клетки вблизи верхней поверхности более нежны, или же просто бо́льшим содержанием в них хлорофилла, мы не знаем.

Melilotus officinalis. — Большой горшок со значительным количеством растений, находившийся в течение зимы в теплице, экспонировался ночью в течение 5 часов при ясном небе и небольшом морозе. Четыре листа были расправлены и приколоты булавками, и все они через несколько дней погибли, но то же произошло и со многими свободными листьями. Таким образом, из этого опыта нельзя было вывести никакого определенного заключения, хотя он и указывал, что горизонтально расположенные листья страдали больше всех. Затем в течение 1 часа экспонировался другой большой горшок со многими растениями, причем температура в окружающей траве была ниже, а именно, от —3° до —4° С. Десять листьев были расправлены и приколоты булавками. Результат оказался удивительным: на следующее утро все приколотые листья были найдены сильно поврежденными или убитыми, между тем как ни один из

* *Cassia laevigata* была выставлена при ясном небе на 35 минут и *C. callianthа* (вид из Гвианы) на 60 минут, причем температура в окружающей траве равнялась —2°С, и ни одно из этих растений нисколько не было повреждено. Другой раз *C. laevigata* была выставлена на 1 час, причем температура в окружающей траве колебалась между —3° и —4° С, и все ее листья погибли.

многочисленных свободных листьев на нескольких растениях, за сомнительным исключением двух или трех очень молодых, нисколько не пострадал.

Melilotus Italica. — Шесть листьев были расправлены и приколоты булавками в горизонтальном положении, причем у трех были обращены к зениту их верхние поверхности, а у остальных трех — нижние. Растения были выставлены при ясном небе на 5 часов при температуре у почвы около—1° С. На следующее утро шесть расправленных и приколотых листьев казались даже сильнее поврежденными, чем более молодые и нежные листья на тех же веточках. Однако экспозиция была слишком продолжительной, ибо через несколько дней многие свободные листья оказались почти в столь же плохом состоянии, как и приколотые. Было невозможно решить, какие листья сильнее пострадали: обращенные к зениту верхней или же нижней стороной.

Melilotus suaveolens. — Несколько растений с 8 расправленными и приколотыми листьями экспонировались при ясном небе в течение 2 часов, причем температура в окружающей траве равнялась—2° С. На следующее утро 6 из этих 8 листьев завяли. На растении оставалось около 150 свободных листьев, и из них ни один, за исключением 2 или 3 очень молодых, не был поврежден. Но через два дня после того, как растения были перенесены обратно в теплицу, все 6 приколотых листьев оправились.

Melilotus Taurica. — Несколько растений в течение двух ночей выставлялись на 5 часов при ясном небе на небольшой мороз с ветром, и в результате 5 листьев, которые были расправлены и приколоты, пострадали больше, чем листья, которые были расположены выше и ниже их на тех же ветках и находились в состоянии сна. Другой горшок, который точно так же выдерживался в теплице, был выставлен на 35—40 минут при ясном небе и при температуре окружающей травы от —3° до —4° С. Девять листьев были расправлены и приколоты, и все они погибли. На тех же растениях было 210 свободных листьев, которые могли принять положение сна, и из них было убито 80, т. е. всего 38%.

Melilotus Petitpierreana. — Растения были выставлены при ясном небе на 35—40 минут; температура в окружающей траве от —3° до —4° С. Шесть листьев были приколоты таким образом, что находились почти на $^1/_2$ дюйма выше пробки, четыре же были плотно к ней пришпилены. Эти 10 листьев все погибли, однако плотно приколотые пострадали больше, тогда как 4 из 6, находившихся выше пробки, еще сохраняли небольшие участки зеленого цвета. Очень многие, хотя далеко не все, свободные листья оказались убитыми или сильно поврежденными, тогда как приколотые были убиты все без исключения.

Melilotus macrorrhiza. — Растения экспонировались в таких же условиях, как и только что описанные. Шесть листьев были приколоты в горизонтальном положении, и пять из них, т. е. 83%, были убиты. Мы установили, что на растениях было 200 свободных листьев, из которых около 50 были убиты и 20 сильно повреждены, что составляет около 35%.

Lotus aristata. — Шесть растений экспонировались при ясном небе в течение приблизительно 5 часов, причем температура в окружающей траве равнялась —1,5° С. Четыре листа были приколоты в горизонтальном положении, и оказалось, что два из них пострадали больше, чем другие листья, находившиеся выше и ниже на тех же веточках и имевшие возможность спать. Весьма замечательным является тот факт, что когда несколько экземпляров *Lotus Jacobaeus*, обитателя такой жаркой местности, как Острова Зеленого Мыса, были оставлены однажды ночью при ясном небе и при температуре в окружающей траве около —2° С, а во вторую ночь на 30 минут при температуре в траве от —3° до —4° С, то оказалось, что ни один из листьев, как приколотых, так и оставленных свободными, не обнаружил никакого повреждения.

Marsilea quadrifoliata. — Крупный экземпляр этого вида — единственного

из тайнобрачных, известного своими движениями сна, — с несколькими расправленными и приколотыми при помощи булавок листьями был оставлен на 1 час 35 минут при ясном небе и при температуре над окружающей почвой —2° С; в результате ни один лист не был поврежден. Несколько дней спустя растение снова было оставлено на 1 час при ясном небе и при более низкой температуре над поверхностью почвы, а именно,—4° С. Шесть листьев были расправлены и приколоты булавками в горизонтальном положении; все они были полностью умерщвлены. Растение выпустило длинные свисающие стебли, которые, для защиты от замерзшей почвы и от излучения, были обвернуты шерстяной тканью; однако очень большое число листьев было оставлено на свободе, и все они приняли положение сна; из них было убито только 12. Спустя еще некоторое время растение с 9 приколотыми листьями было снова выставлено на 1 час при той же температуре над почвой —4° С. Из этих листьев шесть погибло, а один, казавшийся сначала неповрежденным, позже местами побурел. У свисающих веточек, остававшихся на замерзшей земле, погибло от половины до трех четвертей их листьев, однако из многочисленных других листьев на растении, которые только и можно было сравнивать с приколотыми, на первый взгляд не погиб ни один; однако после тщательных поисков было найдено 12 листьев, находившихся в этом состоянии. Спустя еще некоторое время растение с 9 приколотыми листьями было выставлено на 35—40 минут при ясном небе и приблизительно при той же или, может быть, несколько более низкой температуре (ибо термометр случайно был оставлен на находившихся вблизи солнечных часах), и из них 8 были убиты. Из свободных листьев (не считая тех, которые были на свисающих веточках) многие оказались убитыми; однако их количество по сравнению с неповрежденными было невелико. Сводя эти три опыта вместе, находим, что из 24 листьев, которые были расположены горизонтально и обращены к зениту без какой-либо защиты от излучения, 20 оказались убитыми и 1 поврежденным. В то же время из листьев, которые могли засыпать на ночь, опуская вертикально свои листочки, была убита или повреждена относительно очень небольшая часть.

Для опыта были подготовлены также и семядоли нескольких растений, однако погода стояла мягкая, и нам всего один раз удалось иметь проростки подходящего возраста в ясные и холодные ночи. Семядоли шести проростков *Mimosa pudica* были расправлены и прикреплены к пробке и в таком виде экспонировались при ясном небе в течение 1 часа 45 минут, причем температура у поверхности окружающей почвы была 29° F (—1,7° С). Из них три оказались убитыми. Два других проростка, у которых семядоли поднялись вверх и прижались одна к другой, были изогнуты и укреплены в горизонтальном положении так, что нижняя поверхность одной семядоли была полностью обращена к зениту. В результате оба проростка были убиты. Следовательно, из 8 испытанных таким образом проростков погибло 5, т. е. более половины. Одновременно экспонировались семь других проростков, семядоли которых находились в своем нормальном ночном положении, т. е. стояли вертикально и соприкасались одна с другой; из них было убито всего 2.* Из этих немногочисленных опытов следует, — если из них вообще можно делать какие-либо заключения, — что вертикальное ночное положение семядолей *Mimosa pudica* до известной степени защищает их от вредного действия излучения и холода.

* Мы были удивлены тем, что молодые проростки такого тропического растения, как *Mimosa pudica*, оказались способными в течение 1 часа 45 минут при ясном небе так хорошо противостоять действию низкой температуры, доходившей у поверхности окружающей почвы до 29° F (—1,7° С). Можно добавить, что проростки индийской *Cassia pubescens* экспонировались в течение 1 часа 30 минут при ясном небе и при температуре у поверхности окружающей почвы —2° С и что они ничуть не были повреждены.

Заключительные замечания о ночном лучеиспускании листьев. — Два раза в течение лета мы выставляли под открытое небо несколько расправленных и приколотых булавками листочков *Trifolium pratense*, которые в природе на ночь поднимаются, и *Oxalis purpurea*, которым свойственно ночью опускаться (у растений, произрастающих под открытым небом), и в течение нескольких дней ранним утром, когда они принимали свое дневное положение, мы производили над ними наблюдения. Обыкновенно листочки расправленные и приколотые и листочки, находившиеся в положении сна, заметно отличались друг от друга по количеству осевшей на них росы. Последние были иногда совершенно сухими, в то время как листочки, ночевавшие в горизонтальном положении, были покрыты крупными каплями росы. Это показывает, насколько сильнее должны были охлаждаться листочки, обращенные своею поверхностью к зениту, по сравнению с теми, которые ночью поднимались почти вертикально вверх или же опускались вниз.

Из нескольких приведенных выше опытов несомненно следует, что и ночное положение листьев вследствие лучеиспускания в такой степени влияет на их температуру, что оставление их на морозе при ясном небе является для них вопросом жизни и смерти. Принимая во внимание, как хорошо приспособлено это ночное положение к уменьшению излучения, можно считать весьма вероятным, что главная цель, достигаемая движениями сна, часто очень сложными, заключается в уменьшении охлаждения листьев ночью. Следует иметь в виду, что эти движения направлены, главным образом, к защите верхней поверхности, так как она никогда не бывает обращена к зениту и часто приходит в тесное соприкосновение с верхней поверхностью противоположного листа или листочка.

Нам не удалось получить достаточных данных для решения вопроса, почему особенно оберегается от охлаждения верхняя поверхность листа: потому ли, что она легче повреждается, чем нижняя, или же потому, что ее повреждение наносит растению больший ущерб. Следующие примеры доказывают существование некоторого различия в свойствах обеих поверхностей. *Cassia floribunda* была выставлена в сильно морозную ночь при ясном небе; у нескольких ее листочков, принявших свое свисающее ночное положение с повернутыми наружу нижними поверхностями, так что они были под острым углом обращены к зениту, нижние поверхности почернели все же меньше, чем верхние, хотя эти последние были повернуты внутрь и тесно прижаты к верхним поверхностям противоположных листочков. Далее, горшок с большим числом экземпляров *Trifolium resupinatum*, находившийся в течение трех дней в теплой комнате, был выставлен наружу (21 сентября) в ясную и почти морозную ночь. На следующее утро десять конечных листочков были рассмотрены под микроскопом в падающем свете. Эти листочки, засыпая, либо поворачиваются вертикально вверх, либо, что бывает чаще, наклоняются немного над боковыми листочками, так что их нижние поверхности оказываются более экспонированными к зениту, чем верхние. Тем не менее, из этих десяти листочков шесть пожелтели на верхней стороне заметно больше, чем на более экспонированной нижней. У остальных четырех результат оказался не таким ясным, однако то обстоятельство, что верхняя поверхность пострадала больше всего, наверное связано с какой-то ее особенностью.

Мы упоминали о том, что в наших опытах одни листочки прикреплялись непосредственно у самой пробки, другие же над нею, на высоте от

$^1/_2$ до $^3/_4$ дюйма, и если после выставления их на мороз в их состоянии можно было установить какое-либо различие, то приколотые вплотную оказывались пострадавшими наиболее сильно. Мы приписывали это различие тому обстоятельству, что неохлажденный благодаря радиации воздух не имел возможности свободно циркулировать под плотно приколотыми листочками. Мы имели случай убедиться, что температура листьев, укрепленных этими двумя различными способами, действительно была неодинакова, а именно, после экспозиции горшка с несколькими экземплярами *Melilotus dentata* в течение 2 часов при ясном небе (температура в окружающей траве равнялась —2° C) можно было видеть, что на листьях, плотно приколотых к пробке, замерзало в виде инея большее количество росы, чем на тех, которые стояли горизонтально немного выше пробки. Затем, у нескольких листочков, плотно приколотых к пробке, кончики немного выступали за ее край, так что воздух мог свободно циркулировать вокруг них. Это имело место у шести листочков *Oxalis acetosella*, и у них кончики несомненно пострадали значительно меньше, чем остальные части, ибо на следующее утро они еще сохраняли следы зеленой окраски. Тот же результат, и даже в еще более ясной форме, наблюдался в двух случаях у листочков *Melilotus officinalis*, которые немного выступали за край пробки, а в двух других случаях несколько листочков, приколотых у самой пробки, были повреждены, между тем как другие, оставшиеся свободными листочки тех же листьев, хотя и не имели возможности из-за недостатка места повернуться и принять свое обыкновенное вертикальное положение, все же оказались совсем неповрежденными.

Заслуживает упоминания другой аналогичный факт. В нескольких случаях мы наблюдали, что на веточках, остававшихся неподвижными вследствие того, что некоторые из их листьев были приколоты к пробкам, было повреждено большее количество свободных листьев, чем на других веточках. Это было заметно в опыте с листьями *Melilotus Petitpierreana;* однако в этом случае поврежденные листья не были подсчитаны. В опыте с *Arachis hypogaea* молодое растение с 7 стеблями имело на себе 22 свободных листа, и из них 5 было повреждено морозом, причем все они находились на 2 стеблях, у которых четыре листа было приколото к пробковым подпоркам. У *Oxalis carnosa* было повреждено 7 свободных листьев, и каждый из них принадлежал к пучку листьев, из которых несколько было приколото к пробке. Мы могли объяснить эти случаи только предположением, что веточки, остававшиеся совершенно свободными, слегка колебались от ветра и таким образом немного подогревались окружающим более теплым воздухом. Если мы подержим наши руки неподвижно перед сильным огнем и затем помашем ими, то мы немедленно почувствуем облегчение, что, очевидно, представляет собою случай аналогичный, хотя и противоположный описанным. Эти несколько фактов, относящихся к листьям, приколотым вблизи самых пробковых подпорок или немного выше их, к кончикам листьев, выступающим за край подпорок, и к листьям на веточках, остающихся неподвижными, — кажутся нам интересными, так как они показывают, что незначительное, повидимому, различие может определять бо́льшую или меньшую степень повреждения листьев. Мы считаем даже вероятным, что большее или меньшее повреждение листьев морозом на растении, которое не спит, часто может зависеть от большей или меньшей гибкости черешков и несущих листья веточек.

Никтитропические движения, или движения сна, семядолей

Мы переходим теперь к описательной части нашего труда и начнем с семядолей, а в следующей главе перейдем к листьям. Мы встретили всего две краткие заметки о спящих семядолях. Гофмейстер,* указав, что семядоли всех наблюдавшихся им проростков Caryophylleae (Alsineae и Sileneae) ночью изгибаются вверх (причем он, однако, не упоминает, под каким углом), отмечает, что семядоли *Stellaria media* поднимаются вверх настолько, что касаются одна другой. О них можно поэтому с уверенностью сказать, что они спят. Во-вторых, согласно Рамею,** семядоли *Mimosa pudica* и *Clianthus Dampieri* ночью поднимаются почти вертикально вверх и тесно сближаются одна с другой. В предыдущей главе было показано, что семядоли большого количества растений ночью изгибаются немного вверх; и здесь мы встречаемся с трудным вопросом, при какой степени наклонения можно сказать, что они спят? Согласно взгляду, которого мы придерживаемся, никтитропическими можно считать только те движения, которые приобретены растением потому, что они уменьшают излучение. Но это можно выяснить только путем длинного ряда опытов, показывающих, что листья, которые лишены возможности засыпать, страдают от охлаждения. Поэтому мы должны установить некоторую условную границу. Если семядоля или лист наклонены под углом в 60° выше или ниже горизонта, то около половины их поверхности оказывается обращенной к зениту. Следовательно, интенсивность их излучения, по сравнению с тем, что было бы при горизонтальном положении, уменьшится приблизительно наполовину. Эта степень уменьшения наверное может составить немалую разницу для растения, имеющего нежное строение. Мы будем поэтому говорить о спящей семядоле, а позже и о спящем листе только в тех случаях, когда они поднимаются ночью над горизонтом под углом около 60° или даже еще больше, или же опускаются ниже горизонта на такой же угол. Однако это не значит, что меньшая степень ослабления радиации не приносит пользы растению, как, например, в случае *Datura stramonium*, семядоли которой поднимались над горизонтом от 31° в полдень до 55° ночью. Для шведской репы ночное уменьшение площади ее листьев, достигающее, по определению м-ра А. С. Уильсона, приблизительно 30%, может представлять определенную выгоду. Правда, в этом случае угол, на который поднимались листья, не был измерен. С другой стороны, если угловой подъем семядолей или листьев невелик, например меньше 30°, то уменьшение излучения настолько незначительно, что, вероятно, не играет никакой роли для растения в смысле регулирования его радиации. Например, семядоли *Geranium Ibericum* поднимались ночью на 27° выше горизонта, что могло уменьшить излучение всего на 11%; семядоли *Linum Berendieri* поднимались на 33°, что давало уменьшение радиации на 16%.

Однако, что касается сна семядолей, то здесь имеются и некоторые другие источники сомнений. В известных случаях семядоли, пока они молоды, расходятся днем лишь в очень незначительной степени, так что небольшой ночной подъем, свойственный, как мы знаем, семядолям многих растений, с необходимостью заставил бы их принять ночью вертикальное или почти вертикальное положение, и в этом случае было бы слишком поспешно заключить, что это движение преследует какую-

* «Die Lehre von der Pflanzenzelle», 1867, S. 327.

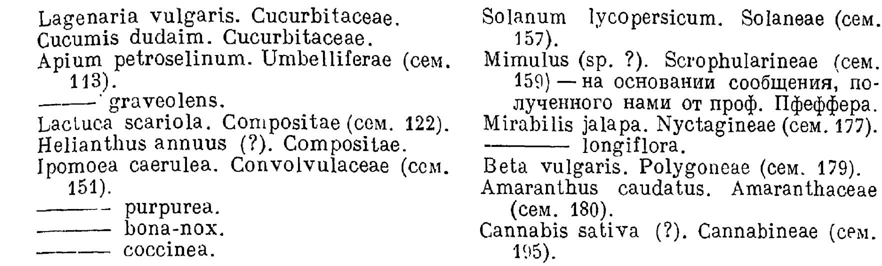
** «Adansonia», March 10, 1869.

либо специальную цель. На этом основании мы долго колебались, следует ли вносить в приводимый ниже список некоторые растения из Cucurbitaceae. Но из соображений, которые будут скоро изложены, мы нашли целесообразным включить их в этот список, по крайней мере временно. Этот же источник сомнений имеет значение и в некоторых других случаях, так как в начале наших наблюдений мы не всегда обращали должное внимание на то, принимали ли семядоли в середине дня положение, близкое к горизонтальному. У некоторых проростков семядоли принимают ночью положение, близкое к отвесному, в течение такого короткого периода их жизни, что естественно возникает сомнение, может ли это представлять для растения какую-либо выгоду. Тем не менее, в большинстве случаев, указанных в приведенном ниже списке, о семядолях можно сказать, что они спят, с такой же уверенностью, как и о листьях того или иного растения. В двух случаях, а именно, у капусты и у редьки, семядоли которых в течение нескольких первых ночей их жизни поднимаются почти вертикально, было установлено путем помещения молодых проростков на клиностат, что это восходящее движение не обусловлено апогеотропизмом.

Названия растений, семядоли которых составляют ночью с горизонтом угол по крайней мере в 60°, расположены в прилагаемом списке согласно той же системе, которой мы придерживались прежде. Номера семейств, а у Leguminosae также номера подсемейств, приводятся с целью показать, что соответствующие растения относятся к самым разнообразным рядам двудольных. О многих растениях, приведенных в списке, необходимо сделать несколько замечаний. При этом будет целесообразно не придерживаться строго какого-либо систематического порядка, а под конец рассмотреть Oxalidae и Leguminosae, ибо у этих двух семейств семядоли обыкновенно снабжены подушечкой, и их движения продолжаются в течение значительно более долгого времени, чем движения других приведенных в списке растений.

Список проростков, семядоли которых ночью поднимаются или опускаются на угол, по крайней мере, в 60° выше или ниже горизонта

Brassica oleracea. Cruciferae (сем. 14)
——— napus (по сообщению проф. Пфеффера).
Raphanus sativus. Gruciferae.
Githago segetum. Caryophylleae (сем. 26).
Stellaria media (как было указано, согласно Гофмейстеру). Caryophylleae.
Anoda Wrightii. Malvaceae (сем. 36).
Gossypium (var Nankin cotton). Malvaceae.
Oxalis rosea, Oxalidae (сем. 41).
——— floribunda.
——— articulata.
——— valdiviana.
——— sensitiva.
Geranium rotundifolium. Geraniaceae (сем. 47).
Trifolium subterraneum. Leguminosae (сем. 75, подсем. 3).
——— strictum.
——— leucanthemum.
Lotus ornithopopoides. Leguminosae (подсем. 4).
——— peregrinus.
——— Jacobaeus.
Clianthus Dampieri. Leguminosae (подсем. 5) — согласно Рамею.
Smithia sensitiva. Leguminosae (подсем. 6).
Haematoxylon Campechianum. Leguminosae (подсем. 13) — согласно м-ру Р. И. Линчу.
Cassia mimosoides. Leguminosae (подсем. 14).
——— glauca.
——— florida.
——— corymbosa.
——— pubescens.
——— tora.
——— neglecta.
——— 3 других бразильских неназванных вида.
Bauhinia (sp.?). Leguminosae (подсем. 15).
Neptunia oleracea. Leguminosae (подсем. 20).
Mimosa pudica. Leguminosae (подсем. 21).
——— albida.
Cucurbita ovifera. Cucurbitaceae (сем. 106).
——— aurantia.


Lagenaria vulgaris. Cucurbitaceae.
Cucumis dudaim. Cucurbitaceae.
Apium petroselinum. Umbelliferae (сем. 113).
——— graveolens.
Lactuca scariola. Compositae (сем. 122).
Helianthus annuus (?). Compositae.
Ipomoea caerulea. Convolvulaceae (сем. 151).
——— purpurea.
——— bona-nox.
——— coccinea.
Solanum lycopersicum. Solaneae (сем. 157).
Mimulus (sp. ?). Scrophularineae (сем. 159) — на основании сообщения, полученного нами от проф. Пфеффера.
Mirabilis jalapa. Nyctagineae (сем. 177).
——— longiflora.
Beta vulgaris. Polygoneae (сем. 179).
Amaranthus caudatus. Amaranthaceae (сем. 180).
Cannabis sativa (?). Cannabineae (сем. 195).

Brassia oleràcea (Cruciferae). — В первой главе было показано, что семядоли обыкновенной капусты вечером поднимаются и ночью стоят вертикально, причем их черешки приходят друг с другом в соприкосновение. Но так как обе семядоли имеют неодинаковую высоту, то часто их движения немного не совпадают, и более короткая семядоля нередко стоит не вполне вертикально. Они просыпаются ранним утром. Так, в 6 часов 45 минут утра 27 ноября, когда еще было темно, семядоли, стоявшие накануне вечером вертикально и соприкасавшиеся одна с другой, разошлись и вследствие этого представляли совершенно иной вид. Следует иметь в виду, что проростки, прорастающие в благоприятное для них время года, не находятся в темноте в этот утренний час. Указанное выше интенсивное движение проростков представляет собою лишь временное явление, которое у растений, содержащихся в теплице, наблюдается от четырех до шести дней. Как долго оно продолжалось бы у проростков, растущих под открытым небом, мы не знаем.

Raphanus sativus. — В середине дня пластинки семядолей 10 проростков стояли под прямым углом к своим гипокотилям, черешки же их немного разошлись. Ночью пластинки стояли вертикально, основания их соприкасались, а черешки были параллельны один другому. На следующее утро, в 6 часов 45 минут, когда еще было темно, пластинки были горизонтальны. На следующую ночь они сильно поднялись, но стояли недостаточно высоко, чтобы их можно было назвать спящими; на третью ночь наблюдалось еще более слабое движение. Таким образом, семядоли этого растения (находившегося в теплице) засыпали даже на более короткое время, чем семядоли капусты. Аналогичные наблюдения, но только в течение одного дня и ночи, были произведены с тем же результатом на 13 других проростках, точно так же выращенных в теплице.

Черешки семядолей 11 молодых проростков *Sinapis nigra* в полдень слегка расходились, а пластинки составляли с гипокотилями прямые углы. Ночью черешки тесно соприкасались один с другим, а пластинки, основания которых тоже соприкасались, значительно поднялись; однако лишь немногие из них стояли достаточно вертикально, чтобы их можно было назвать спящими. На следующее утро черешки разошлись еще до рассвета. Гипокотиль обладает слабой чувствительностью, так что если его потереть иголкой, то он изгибается в сторону, которая была потерта. У *Lepidium sativum* черешки семядолей молодых проростков расходятся в течение дня, а ночью сближаются настолько, что соприкасаются один с другим, вследствие чего приходят в контакт и основания трехраздельных пластинок. Однако пластинки поднимаются так незначительно, что их нельзя назвать спящими. Наблюдения велись над семядолями и нескольких других крестоцветных растений, однако в течение ночи они не поднимались достаточно высоко, чтобы их можно было назвать спящими.

Githago segetum (Caryophylleae). — В первый день после своего выхода из семенных покровов семядоли стояли над горизонтом под углом в 75°. Ночью они поднялись, каждая на 15°, и, приняв отвесное положение, пришли друг

с другом в соприкосновение. На другой день в полдень они стояли на 59° выше горизонта, ночью же снова тесно сомкнулись, поднявшись каждая на 31°. На четвертый день ночью семядоли сомкнулись не вполне. Первая и следующие пары настоящих молодых листьев вели себя точно так же. Мы полагаем, что хотя пройденный угол был невелик движение в этом случае можно назвать никтитропическим. Семядоли очень чувствительны к свету и не раскрываются, если освещены слишком тускло.

Anoda Wrightii (Malvaceae). — Пока семядоли были сравнительно молоды и имели всего 2—3 дюйма в диаметре, они по вечерам выходили из своего дневного горизонтального положения и опускались приблизительно на 35° ниже горизонта. Но когда те же проростки подросли и образовали небольшие настоящие листья, то их семядоли, ставшие теперь почти круглыми и имевшие 0,55 дюйма в диаметре, двигались ночью вертикально вниз. Этот факт заставил нас подозревать, что опускание семядолей могло быть обусловлено просто их весом. Однако они не обнаруживали никаких признаков увядания и, поднятые вверх, отскакивали вследствие своей эластичности обратно в прежнее свисающее положение. Горшок с несколькими старыми проростками был перевернут вверх дном после полудня, прежде чем началось ночное опускание. Ночью семядоли этих проростков изогнулись вверх, против действия собственной тяжести и геотропизма, и приняли вертикальное положение. Если же горшки переворачивались уже после того, как началось вечернее опускание, то нисходящее движение семядолей, повидимому, оказывалось несколько нарушенным. Но иногда все их движения изменялись без всякой видимой причины. Этот последний факт, а также и то, что молодые семядоли опускаются значительно меньше, чем более старые, заслуживает внимания. Хотя движение семядолей продолжалось очень долго, снаружи нельзя было заметить никакой подушечки, рост же их происходил в течение долгого времени. Семядоли гелиотропичны, повидимому, лишь в слабой степени, тогда как гипокотиль сильно реагирует на гелиотропическое раздражение.

Gossypim arboreum (*?*) (разновидность «нанкинский хлопок») (Malvaceae). — Семядоли двигаются почти так же, как у Anoda. 15 июня семядоли двух проростков имели в длину 0,65 дюйма (при измерении вдоль средней жилки) и в полдень стояли горизонтально. В 10 часов вечера они занимали то же самое положение и вовсе не опускались. 23 июня семядоли одного из этих проростков имели в длину 1,1 дюйма и к 10 часам вечера, выйдя из горизонтального положения, опустились на 62° ниже горизонта. Семядоли другого проростка, у которого уже образовался крошечный настоящий лист, имели в длину 1,3 дюйма. В 10 часов вечера они опустились на 70° ниже горизонта. 25 июня настоящий лист этого проростка имел в длину 0,9 дюйма, а семядоли ночью занимали приблизительно то же самое положение. К 9 июля семядоли казались очень старыми и обнаруживали признаки увядания. Однако в полдень они были расположены почти горизонтально, а в 10 часов вечера свисали вертикально вниз.

Gossypium herbaceum. — Замечательно, что семядоли этого вида ведут себя иначе, чем семядоли предыдущего. Наблюдения над ними велись в течение 6 недель, с самого начала развития и до тех пор, пока они не достигли очень больших размеров (сохраняя еще свежий вид и зеленую окраску), а именно, 2 $^1/_2$ дюймов в ширину. В этом возрасте уже образовался один настоящий лист, имевший вместе с черешком 2 дюйма в длину. В течение всех этих 6 недель семядоли ночью не опускались. Между тем, их вес, когда они выросли, стал значительным, и черешки их были сильно удлинены. Точно так же вели себя проростки, выращенные из семян, присланных нам из Неаполя, проростки вида, культивируемого в Алабаме, и хлопчатника из Sea Island. К ка-

кому виду относятся эти три последние формы, мы не знаем. В опыте с неаполитанским хлопком мы не могли установить, зависит ли ночное положение семядолей от большей или меньшей сухости почвы. При этом мы обращали внимание на то, чтобы они не увядали вследствие чрезмерной сухости. Когда горшки, в которых росли проростки сортов из Алабамы и Sea Island, были на некоторое время перевернуты вверх дном, то крупные их семядоли под влиянием собственной тяжести немного опустились. Следует, однако, отметить, что эти три формы были выращены в середине зимы, что иногда сильно отражается на нормальных никтитропических движениях листьев и семядолей.

Cucurbitaceae. — Семядоли *Cucurbita aurantia* и *ovifera* и *Lagenaria vulgaris* от 1-го до 3-го дня своей жизни стоят приблизительно на 60° выше горизонта, ночью же подымаются так высоко, что становятся вертикальными и приходят в тесное соприкосновение одна с другой. У *Cucumis dudaim* они стояли в полдень под углом в 45° выше горизонта и ночью смыкались. Однако кончики семядолей всех этих видов согнуты, так что ночью эта часть полностью обращена к зениту. Этот факт противоречит мнению, что указанное движение имеет ту же природу, что и движение спящих растений. После первых двух или трех дней семядоли сильнее расходятся днем и перестают сходиться ночью. Семядоли *Trichosanthes anguina* довольно толсты и мясисты и, как и следовало ожидать, ночью не поднимаются. С другой стороны, семядоли *Acanthosicyos horrida** не представляют по своему виду ничего такого, что было бы несовместимо со способностью двигаться ночью подобно предыдущим видам, и все же они не поднимаются заметно. Этот факт наводит на мысль, что ночные движения названных выше видов были выработаны для какой-то специальной цели, заключающейся, быть может, в защите молодого перышка от излучения путем тесного соприкосновения всей базальной части обеих семядолей.

Geranium rotundifolium (Geraniceae). — Один единственный проросток случайно вырос в горшке: оказалось, что его семядоли, которые, в полдень расположены горизонтально, в течение нескольких ночей подряд изгибались перпендикулярно вниз. Этот проросток развился в красивое растение, которое, однако, погибло перед цветением. Оно было послано для определения в Кью и признано действительно относящимся к роду Geranium и, по всей вероятности, к вышеупомянутому виду. Этот случай представляет интерес потому, что у *G. cinereum*, *Endressii*, *Ibericum*, *Richardsoni* и *subcaulescens*, по наблюдениям, произведенным зимою, в течение нескольких недель, семядоли не опускаются, а семядоли *G. Ibericum* ночью даже поднимались на 27°.

Apium petroselinum (Umbelliferae). — Семядоли одного проростка (22 ноября) в течение дня почти полностью раскрылись. К 8 часам 30 минутам вечера они значительно поднялись и в 10 часов 30 минут вечера почти сомкнулись, причем их кончики отстояли один от другого всего на $^{8}/_{100}$ дюйма. На следующее утро (23-го) кончики отстояли один от другого на $^{58}/_{100}$ дюйма, т. е. на расстояние в семь с лишним раз большее. На следующую ночь семядоли занимали приблизительно то же самое положение, что и прежде. На утро 24-го они были расположены горизонтально, а ночью стояли на 60° выше горизонта. То же самое наблюдалось и ночью 25-го. Но четырьмя днями позже (29-го), когда проросткам исполнилась неделя, семядоли перестали ночью заметно подниматься.

* Это растение из области Дамара в Южной Африке замечательно тем, что является единственным известным представителем этого семейства, который не относится к лазящим растениям. Оно было описано в «Transact. Linn. Soc.», XXVII, стр. 30.

Apium graveolens. — В полдень семядоли были расположены горизонтально, а в 10 часов вечера они стояли выше горизонта на 61°.

Lactuca scariola (Compositae). — В молодом возрасте семядоли стояли в течение дня ниже горизонта, а ночью поднимались и становились почти вертикально; некоторые из них стояли вполне вертикально и были сомкнуты. Однако через 11 дней, когда семядоли выросли и сделались большими, это движение прекратилось.

Helianthus annuus (Compositae). — Этот случай довольно сомнителен. Ночью семядоли поднимаются, и в одном случае они стояли на 73° выше горизонта, так что о них можно было сказать, что они спали.

Ipomoea coerulea, или *Pharbitis nil* (Convolvulaceae). — Семядоли двигаются приблизительно так же, как у Anoda и Нанкинской разновидности хлопчатника, и подобно последним вырастают до большой величины. Пока они молоды и невелики, так что их пластинки, при измерении посередине от основания до центральной вырезки, имеют в длину от 0,5 до 0,6 дюйма, они остаются горизонтальными и в течение середины дня и ночью. По мере роста, они начинали все более опускаться вечером и в первой половине ночи. Когда же их длина достигала (при измерении указанным выше образом) от 1 до 1,25 дюйма, то они опускались ниже горизонта, составляя с ним углы от 55° до 70°. Однако они двигались таким образом лишь тогда, когда были хорошо освещены в течение дня. Тем не менее, способность семядолей изгибаться в сторону бокового освещения невелика или даже совершенно отсутствует, хотя гипокотиль сильно гелиотропичен. Они не имеют подушечек, но продолжают расти очень долго.

Ipomoea purpurea (или *Pharbitis hispida*). — Семядоли во всех отношениях ведут себя так же, как и семядоли *I. coerulea*. Проросток с семядолями длиною в 0,75 дюйма (измерение производилось так же, как и в предыдущем случае) и шириною в 1,65 дюйма, и с развитым небольшим настоящим листом, в 5 часов 30 минут вечера был помещен на клиностат в затемненном ящике, так что на него не могли действовать ни тяжесть, ни геотропизм. В 10 часов вечера одна семядоля стояла на 77°, а другая на 82° ниже горизонта. Перед помещением на клиностат они стояли ниже горизонта под углами в 15° и 29°. Ночное положение зависит, главным образом, от изгиба черешка у самой пластинки, однако и весь черешок становится немного изогнутым вниз. Следует отметить, что проростки этого и предыдущего вида были выращены в конце февраля, другая же серия в середине марта, и ни в одном случае семядоли не обнаружили никаких никтитропических движений.

Ipomoea bena nox. — Через несколько дней семядоли вырастают до огромной величины. У одного молодого проростка они достигали в ширину $3^3/_4$ дюйма. В полдень они были расположены горизонтально, а в 10 часов вечера стояли на 63° ниже горизонта. Пятью днями позже они достигли $4^1/_2$ дюймов ширины, и ночью одна стояла на 64°, а другая на 48° ниже горизонта. Хотя пластинки и отличаются тонкостью, все же вследствие их большой величины и длины черешков мы допускали, что их ночное опускание могло быть обусловлено их собственным весом. Однако, когда горшок был положен горизонтально, они наклонились к гипокотилю, причем их вес не мог им в этом способствовать даже в самой малой степени. В то же время они изогнулись несколько вверх вследствие апогеотропизма. Тем не менее, вес семядолей оказывает влияние в такой мере, что когда на другую ночь горшок был повернут вверх дном, то они оказались неспособными подняться и принять таким образом свое обычное ночное положение.

Ipomoea coccinea. — Пока семядоли молоды, они ночью опускаются, но когда они немного подрастут, не превышая, однако, 0,4 дюйма в длину (при изме-

рении по прежнему способу) и 0,82 в ширину, то они сильно опускаются. В одном опыте в полдень они были горизонтальны, а в 10 часов вечера одна из них стояла на 64°, а другая на 47° ниже горизонта. Пластинки у этих семядолей тонки, а черешки, ночью сильно изгибающиеся вниз, коротки, так что здесь вес едва ли может оказывать какое-либо действие. Если две семядоли одного и того же проростка ночью опускались в неодинаковой степени, то у всех названных выше видов *Ipomoea* это зависело, повидимому, от положения, в котором они находились в течение дня по отношению к свету.

Solanum lycopersicum (Solaneae). — Семядоли поднимаются ночью так сильно, что почти приходят в соприкосновение. Семядоли *S. palinacanthum* в полдень были горизонтальны и к 10 часам вечера поднялись всего на 27° 30′. Однако на следующее утро перед рассветом они стояли на 59° выше горизонта, а после полудня того же дня снова приняли горизонтальное положение. Таким образом, поведение семядолей этого последнего вида, повидимому, является аномальным.

Mirabilis jalapa и *longiflora* (Nyctagineae). — Семядоли, имеющие неодинаковую величину, среди дня стоят горизонтально, ночью же поднимаются вертикально вверх и проходят в тесное соприкосновение одна с другою. Однако у *M. longiflora* это движение продолжалось только в течение трех первых ночей.

Beta vulgaris (Polygoneae). — В трех случаях производились наблюдения над большим количеством проростков. Иногда днем семядоли стояли ниже горизонта, однако чаще они располагались над горизонтом под углом около 50°, и в течение первых двух или трех ночей поднимались вертикально вверх настолько, что совершенно смыкались. В течение следующих одной или двух ночей они поднимались лишь незначительно, а позже эти движения вообще едва ли происходили.

Amaranthus caudatus (Amaranthaceae). — В полдень семядоли многих проростков, которые только что проросли, стояли над горизонтом под углом около 45°, а в 10 часов 15 минут вечера одни из них были почти, а другие совершенно сомкнуты. На следующее утро они снова хорошо распустились, т. е. раскрылись.

Cannabis sativa (Cannabineae). — Мы очень сомневаемся, следует ли включать сюда это растение. Семядоли большого количества проростков, которые были хорошо освещены в течение дня, ночью изогнулись вниз, так что кончики некоторых из них были обращены прямо к почве, однако базальная часть, повидимому, вовсе не была изогнута. На следующее утро они снова выпрямились и приняли горизонтальное положение. В то же самое время семядоли многих других проростков вовсе не меняли своего положения. Таким образом, этот случай, повидимому, очень отличается от обыкновенного сна, и, вероятно, его следовало бы отнести к главе об эпинастии, которая, по Краусу, наблюдается у листьев этого растения. Семядоли гелиотропичны и таким же в еще большой степени является гипокотиль.

Oxalis. — Мы переходим теперь к растениям, семядоли которых снабжены подушечкой и которые замечательны тем, что у них ночные движения продолжаются в течение нескольких дней или даже недель и, повидимому, после прекращения роста. Семядоли *O. rosea*, *floribunda* и *articulata* ночью опускаются вертикально вниз и обхватывают верхнюю часть гипокотиля. Семядоли *O. Valdiviana* и *sensitiva*, наоборот, поднимаются вертикально вверх, так что их верхние поверхности приходят в тесное соприкосновение. Когда же разовьются молодые листья, то семядоли и их охватывают. Так как днем они расположены горизонтально или даже наклоняются немного ниже горизонта, то

вечером они передвигаются на угол по крайней мере в 90°. Их сложные круговые нутационные движения в течение дня были описаны в первой главе. Эксперимент был здесь излишним, однако горшки с проростками *O. rosea* и *floribunda*, у которых семядоли только что начали обнаруживать первые признаки сна, были перевернуты вверх дном, и это не произвело никакого изменения в их движениях.

Leguminosae. — Из нашего списка можно видеть, что в девяти родах, далеко отстоящих один от другого в пределах этого семейства, семядоли нескольких видов спят ночью. Вероятно, это же наблюдается и у многих других. Семядоли всех этих видов снабжены подушечкой, и у всех у них движения продолжаются в течение многих дней или недель. У Cassia семядоли десяти видов, приведенных в списке, поднимаются ночью вертикально вверх и приходят одна с другой в тесное соприкосновение. Мы наблюдали, что семядоли *C. florida* раскрывались утром значительно позже, чем семядоли *C. glauca* и *pubescens*. У *C. mimosoides* движение происходит точно так же, как и у других видов, хотя их последовательно развивающиеся листья спят различным образом. Семядоли одиннадцатого вида, а именно, *C. nodosa*, отличаются толщиной и мясистостью и ночью не поднимаются. Суточная круговая нутация семядолей *C. tora* была описана в первой главе. Хотя семядоли *Smithia sensitiva* изменяли свое дневное горизонтальное положение на вертикальное, поднимаясь ночью, однако семядоли *S. Pfundii*, отличающиеся толщиной и мясистостью, совсем не засыпали. Если *Mimosa pudica* и *albida* находились в течение дня при достаточно высокой температуре, их семядоли ночью приходили в тесное соприкосновение. В других случаях они только поднимались почти вертикально вверх. Круговая нутация семядолей *M. pudica* была описана. Семядоли *Bauhinia* из Санта Катарина в Бразилии стояли в течение дня над горизонтом под углом около 50° и ночью поднимались до 77°. Вероятно, они сомкнулись бы совершенно, если бы проростки находились в более теплом месте.

Lotus. — Было найдено, что у трех видов Lotus семядоли спят. Семядоли *L. Jacobaeus* представляют собою своеобразный случай в том отношении, что в течение первых 5 или 6 дней своей жизни они заметным образом не поднимаются ночью, и в этот период подушечки их развиты еще недостаточно. Позже движения сна происходят хорошо, хотя и в неодинаковой степени, и продолжаются долго. Дальше мы встретим приблизительно такой же случай у листьев *Sida rhombifolia*. Семядоли *L. Gebelii* ночью лишь немного поднимаются и сильно отличаются в этом отношении от трех видов нашего списка.

Trifolium. — Наблюдения над прорастанием велись у 21 вида. У большинства из них семядоли ночью, повидимому, совсем не поднимаются или же поднимаются только слегка. Однако семядоли *T. glomeratum*, *striatum* и *incarnatum* поднимались над горизонтом на 45—55°. У *T. subterraneum*, *leucanthemum* и *strictum* они направлены вертикально вверх, а у *T. strictum*, как мы увидим, подъем сопровождается другим движением, которое заставляет нас полагать, что подъем является действительно никтитропическим. Мы не исследовали тщательно, у всех ли видов семядоли имеют подушечки; однако этот орган несомненно был налицо у семядолей *T. subterraneum* и *strictum*. В то же время у некоторых видов, например, у *T. resupinatum*, семядоли которых ночью не поднимаются, не было и следов подушечки.

Trifolium subterraneum. — В первый день после прорастания (21 ноября) пластинки семядолей не были полностью раскрыты и были расположены под углом около 35° выше горизонта. Ночью они поднялись приблизительно до 75°. Двумя днями позже пластинки в полдень стояли горизонтально с высоко приподнятыми черешками. Замечательно, что ночное движение ограничено

почти исключительно пластинками, будучи вызвано деятельностью подушечек, находящихся при их основании. В то же время черешки и днем и ночью сохраняют приблизительно один и тот же наклон. В эту ночь (23 ноября) и в несколько следующих пластинки поднимались из горизонтального в вертикальное положение, а затем изгибались и внутрь, в среднем под углом около 10°, так что в общем они отклонялись на 100°. В таком положении их верхушки почти касались одна другой, между тем как основания незначительно расходились. Обе верхушки образовывали при этом над осями проростков крышу с сильным наклоном. Это движение имеет такой же характер, как и движения конечного листочка трех раздельных листьев многих видов Trifolium. Через 8 дней (29 ноября) пластинки находились в горизонтальном положении днем и в вертикальном ночью, но теперь они не изгибались внутрь. Они продолжали двигаться

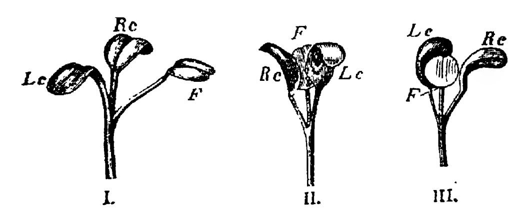


Рис. 125. *Trifolium strictum*

Дневное и ночное положение двух семядолей и первого листа. I. Вид проростка под острым углом сверху в течение дня: *Rc* — правая семядоля; *Lc* — левая семядоля; *F* — первый настоящий лист. II. Несколько более молодой проросток ночью: *Rc* — правая семядоля поднялась, но в других отношениях ее положение не изменилось; *Lc* — левая семядоля поднялась и повернулась в сторону; *F* — первый лист поднялся и повернулся таким образом, что оказался обращенным к левой, повернувшейся в сторону, семядоле. III. Тот же проросток ночью, с противоположной стороны. Вместо верхней стороны, как во II, здесь показана нижняя сторона первого листа *F*.

точно так же в течение следующих двух месяцев, причем за это время сильно выросли, а черешки их достигли не менее 0,8 дюйма в длину. За то же время развились также два настоящих листа.

Trifolium strictum. — В первый день после прорастания снабженные подушечкой семядоли в полдень занимали горизонтальное положение, ночью же поднимались над горизонтом приблизительно только на 45°. Четырьмя днями позже при наблюдениях ночью оказалось, что пластинки стояли вертикально и соприкасались всей поверхностью, за исключением верхушек, которые были и сильно отогнуты и таким образом обращены поверхностью к зениту. В этом возрасте черешки изогнуты вверх, и ночью, когда основания пластинок соприкасаются, оба черешка вместе образуют вертикальное кольцо, окружающее почку. Семядоли продолжали двигаться приблизительно так же в течение 8 или 10 дней после периода прорастания; черешки за это время выпрямились сильно удлинились. Через 12—14 дней образовался первый простой настоящий лист, а в течение следующих двух недель повторно наблюдалось замечательное движение. В I (рис. 125) перед нами изображение проростка в возрасте около двух недель, зарисованное в середине дня. Две семядоли, из которых *Rc* является правой и *Lc* левой, стоят прямо одна против другой, а первый настоящий лист (F) составляет с ними прямой угол. Ночью (см. II и III) правая семядоля (*Rc*) сильно поднята, в остальном, однако, не изменила своего положения. Левая семядоля (*Lc*) точно так же поднялась, но в то же время и повернулась около продольной оси так, что ее пластинка теперь не обращена прямо к пластинке противоположной семядоли, а составляет с нею почти прямой угол.

Этот ночной поворот достигается не при помощи подушечки, а путем закручивания черешка по всей его длине, что можно было установить по искривлению его верхней вогнутой поверхности. Одновременно настоящий лист (*F*) поднимается вверх и принимает вертикальное положение или даже проходит через вертикаль и немного наклоняется внутрь. Он также немного поворачивается, вследствие чего верхняя поверхность его пластинки становится против верхней поверхности закрученной левой семядоли и почти приходит в соприкосновение с нею. Повидимому, в этом и заключается цель этих своеобразных движений. В следующие затем ночи наблюдения велись в общем над 20 проростками; из них у 19 поворачивалась около оси только одна левая семядоля, и, кроме того, настоящий лист поворачивался всегда таким образом, что его верхняя поверхность тесно сближалась с верхней поверхностью левой семядоли и располагалась против нее. В одном только случае наблюдался поворот правой семядоли, причем и настоящий лист был повернут к ней. Однако этот проросток находился в ненормальном состоянии, так как левая семядоля не поднималась ночью должным образом. Этот случай замечателен в том отношении, что ни у одного другого растения не наблюдалось какого-либо иного ночного движения семядолей, кроме движения в вертикальной плоскости вверх или вниз. Это тем более замечательно, что мы встретимся с аналогичным случаем у листьев родственного рода Melilotus, у которых конечный листочек поворачивается ночью таким образом, что один край его оказывается обращенным к зениту, и в то же время он изгибается вбок, так что его верхняя поверхность приходит в соприкосновение с верхней поверхностью одного из двух боковых листочков, которые в это время находятся в вертикальном положении.

Заключительные замечания о никтитропических движениях семядолей. — Сон семядолей (хотя этому предмету уделяли до сих пор мало внимания), повидимому, представляет явление более частое, чем сон листьев. Мы наблюдали положение семядолей днем и ночью у 153 родов, далеко отстоящих один от другого в системе двудольных растений, но в других отношениях подобранных почти случайно. И оказалось, что в 26 из этих родов у одного или более видов семядоли ночью принимали вертикальное или почти вертикальное положение, передвигаясь при этом обыкновенно на угол по крайней мере в 60°. Если мы оставим в стороне Leguminosae, семядоли которых особенно склонны принимать ночное положение, то остается 140 родов, из которых у 19 родов семядоли по крайней мере одного вида способны к движениям сна. Если бы теперь мы выбрали наудачу 140 родов, за исключением бобовых, и наблюдали движения их листьев ночью, то наверное среди них не нашлось бы 19 родов, включающих виды, листья которых способны спать. Здесь мы имеем в виду исключительно те растения, которые мы наблюдали сами.

В общем, приведенный нами список проростков заключает 30 родов из 16 семейств, содержащих виды, семядоли которых вечером или в первую половину ночи поднимаются или опускаются настолько, что образуют с горизонтом, выше или ниже последнего, угол по крайней мере в 60°. У большинства родов, а именно, у 24, семядоли движутся вверх. Таким образом, в этих никтитропических движениях преобладает то же самое направление, что и в движениях с менее ясно выраженной периодичностью, которые описаны во второй главе. Только у 6 родов семядоли в течение первой половины ночи движутся вниз. У одного из них, Cannabis, изгиб верхушки вниз, вероятно, обусловлен эпинастией,

что, по мнению Крауса, имеет место у листьев. Нисходящее движение, достигающее 90°, выражено очень ясно у *Oxalis Valdiviana* и *sensitiva* и у *Geranium rotundifolium*. Замечателен тот факт, что у *Anoda Wrightii*, у одного вида Gossypium и, по крайней мере, у 3 видов Ipomoea семядоли, пока они молоды и имеют незначительный вес, опускаются ночью очень мало, или же не опускаются совсем. Однако, как только семядоли вырастут и сделаются более тяжелыми, это движение становится хорошо выраженным. Хотя в нескольких исследованных нами случаях, а именно у Anoda, у *Ipomoea purpurea* и *bona nox*, а также у *I. coccinea*, нисходящее движение семядолей не может быть объяснено их тяжестью, все же, в виду того, что семядоли постоянно нутируют по кругу, можно думать, что вначале незначительная причина могла определить, куда будет направлено большое ночное движение— вверх или вниз. Мы можем поэтому предполагать, что у какого-либо исходного члена этой группы направление движения вниз могло быть первоначально обусловлено весом семядолей. Тот факт, что семядоли этих видов, пока они молоды и нежны, опускаются вниз незначительно, повидимому, противоречит допущению, что усиление их движения в более зрелом возрасте служит для защиты их от ночного охлаждения. Но тогда нам следует вспомнить, что существует много растений, листья которых засыпают, между тем как у семядолей сна не наблюдается. Следовательно, если в некоторых случаях листья ночью защищены от холода, в то время как семядоли остаются незащищенными, то в других — для вида может иметь большее значение, чтобы семядоли, почти закончившие свой рост, были защищены лучше, чем более молодые.

У всех видов Oxalis, которые мы наблюдали, семядоли снабжены подушечками. Однако у *O. corniculata* этот орган сделался более или менее рудиментарным, и расстояние, проходимое ее семядолями при ночном подъеме, очень меняется, но никогда не бывает достаточно велико, чтобы их можно было назвать спящими. Мы упустили случай установить, имеют ли семядоли *Geranium rotundifolium* подушечки. У Leguminosae, насколько мы могли выяснить, все семядоли, которые спят, снабжены подушечками. Однако у *Lotus Jacobaeus* они не вполне развиты в течение нескольких первых дней жизни проростка, и в это время семядоли поднимаются ночью незначительно. У *Trifolium strictum* пластинки семядолей поднимаются ночью при помощи своих подушечек, и в то же время черешок одной семядоли поворачивается на половину оборота независимо от своей подушечки.

Как общее правило, семядоли, снабженные подушечками, продолжают подыматься или опускаться ночью в течение более продолжительного периода, чем семядоли, лишенные этого органа. В этом последнем случае движение, несомненно, зависит от того, что рост попеременно происходит более интенсивно то на верхней, то на нижней стороне черешка или пластинки, или же их обоих, причем этому усилению роста предшествует, вероятно, увеличение тургора растущих клеток. Такие движения продолжаются вообще очень короткое время, — например, у Brassica и Githago в течение 4 или 5 ночей, у Beta в течение 2 или 3, а у Raphanus в течение всего одной ночи. Существует, правда, несколько резких исключений из этого правила, так как семядоли Gossypium, Anoda и Ipomoea не имеют подушечек и все же двигаются и растут в течение долгого времени. Сначала мы думали, что если движение продолжается всего 2 или 3 ночи, то оно едва ли может иметь какое-либо

значение для растения и едва ли заслуживает названия сна. Но так как многие быстро растущие листья спят только в течение нескольких ночей и так как семядоли быстро развиваются и скоро заканчивают свой рост, то указанное сомнение кажется нам теперь недостаточно обоснованным, тем более, что эти движения во многих случаях выражены очень резко. Мы можем здесь указать на другую черту сходства между спящими листьями и семядолями, а именно, некоторые из последних (например, семядоли Cassia и Githago) легко реагируют на отсутствие света. В этом случае они либо закрываются, либо, если они закрыты, то не раскрываются. В то же время другие (как, например, семядоли Oxalis) весьма мало чувствительны к действию света. В следующей главе будет показано, что никтитропические движения как семядолей, так и листьев представляют собою видоизмененную форму круговой нутации.

Так как у Leguminosae и Oxalidae обыкновенно спят и листья, и семядоли одного и того же вида, то первоначально у нас естественно возникла мысль, что сон семядолей представляет собою лишь ранний этап развития особенности, свойственной более позднему периоду жизни. Однако такое объяснение неприемлемо, хотя, повидимому, как и следовало ожидать, существует некоторая связь между обеими группами явлений. Листья многих растений спят, в то время как их семядоли не засыпают, — хороший пример чего представляет *Desmodium gyrans*, равно как и три наблюдавшиеся нами вида Nicotiana, а также *Sida rhombifolia*, *Abutilon Darwinii* и *Chenopodium album*. С другой стороны, семядоли некоторых растений спят, а не спят листья, как это имеет место у видов Beta, Brassica, Geranium, Apium, Solanum и Mirabilis, названных в нашем списке. Еще более удивителен тот факт, что у одного и того же рода листья нескольких или всех видов могут спать, тогда как семядоли спят только у некоторых из них; это наблюдается у Trifolium, Lotus, Gossypium и отчасти у Oxalis. Далее, если и семядоли, и листья одного и того же растения спят, то их движения могут иметь совершенно различный характер. Так, у Cassia семядоли поднимаются ночью вертикально вверх, в то время как листья опускаются и закручиваются, поворачивая свои нижние поверхности наружу. У проростков *Oxalis Valdiviana*, имеющих 2 или 3 хорошо развитых листа, можно было наблюдать любопытное зрелище, как ночью каждый листочек загибался внутрь и свешивался отвесно вниз, между тем как в то же время и на том же растении семядоли принимали вертикальное положение и были направлены вверх.

Эти несколько фактов, показывающих независимость ночных движений листьев и семядолей на одном и том же растении и на растениях, принадлежащих к одному и тому же роду, наводят на мысль, что семядоли приобрели свою способность к движению для какой-то специальной цели. К такому же заключению приводят и другие факты, как, например, присутствие подушечек, при помощи которых ночное движение продолжается в течение нескольких недель. У Oxalis семядоли некоторых видов движутся ночью вертикально вверх, а у других — вертикально вниз; однако это резкое различие в пределах одного и того же естественного рода не представляется таким удивительным, каким оно может показаться сначала, если принять во внимание, что семядоли всех видов в течение дня постоянно колеблются вверх и вниз, так что от какой-нибудь незначительной причины может зависеть, будут ли они ночью подниматься или опускаться. Далее, своеобразное ночное дви-

жение левой семядоли *Trifolium strictum* в соединении с движением первого настоящего листа. Наконец, широкое распространение среди двудольных растений таких видов, семядоли которых спят. Взвешивая эти различные факты, мы находим обоснованным наш вывод, что никтитропические движения семядолей, при помощи которых пластинка принимает ночью вертикальное или почти вертикальное положение, направленное либо вверх, либо вниз, были приобретены, по крайней мере в большинстве случаев, для какой-то специальной цели. Мы не можем также сомневаться в том, что этой целью является защита верхней поверхности пластинки, а быть может и верхушечной почки или перышка, от ночного охлаждения путем лучеиспускания.

ГЛАВА VII

ВИДОИЗМЕНЕННАЯ КРУГОВАЯ НУТАЦИЯ: НИКТИТРОПИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ, ИЛИ ДВИЖЕНИЯ СНА, ЛИСТЬЕВ

Условия, необходимые для этих движений. — Список родов и семейств, к которым относятся спящие растения. — Описание движений у некоторых родов. — Oxalis: листочки, складывающиеся на ночь. — Averrhoa: быстрое движение листочков. — Porlieria: листочки закрываются, когда растение попадает в условия большой сухости. — Tropaeolum: листья не засыпают, если не были достаточно хорошо освещены в течение дня. — Lupinus: различные способы сна. — Melilotus: своеобразные движения конечного листочка. — Trifolium.— Desmodium: рудиментарные боковые листочки; их движения, отсутствующие у молодых растений; состояние их подушечек. — Cassia: сложные движения листочков. — Bauhinia: листья, складывающиеся на ночь. — *Mimosa pudica:* сложные движения листьев, влияние темноты. — *Mimosa albida*: ее уменьшенные листочки. — Schrankia: нисходящее движение перышек. — Marsilea: единственное спящее растение из тайнобрачных. — Заключительные замечания и краткий обзор. — Никтитропизм представляет собою видоизмененную круговую нутацию, регулируемую чередованием света и темноты. — Форма первых настоящих листьев.

Теперь мы переходим к никтитропическим движениям, или движениям сна, листьев. Следует напомнить, что мы относим это выражение только к листьям, пластинки которых ночью либо принимают вертикальное положение, либо же отклоняются от вертикали не более, чем на 30°, т. е. стоят выше или ниже горизонта по крайней мере на 60°. В некоторых случаях это достигается путем движения пластинки, черешок же не поднимается и не опускается в сколько-нибудь заметной степени. Предельное отклонение от вертикали (30°) было избрано произвольно, по соображениям, указанным выше, а именно, мы имели в виду, что когда пластинка приближается к перпендикуляру приблизительно на такой угол, то поверхность, обращенная ночью непосредственно к зениту и свободно излучающая тепло, становится примерно в два раза меньше, чем при горизонтальном положении пластинки. Тем не менее в некоторых случаях к спящим растениям были отнесены и те, листья которых не могут передвигаться на такое большое расстояние, как 60° выше или ниже горизонта, ибо этому, повидимому, препятствует их строение.

Следует заранее отметить, что никтитропические движения листьев легко изменяются под влиянием условий, в которых находятся растения. Если почва слишком суха, то движения значительно замедляются или даже вовсе не происходят. Как указывает Дассен,* листья Impatiens и Malva делаются неподвижными даже при слишком большой су-

* Dassen, «Tijdschrift vor Naturlijke Gesch. en Physiologie», 1837, vol. IV, p. 106. См. также замечания Ш. Руайе о большом значении надлежащего тургора клеток в «Annal. des Sc. Nat. Bot.» (5 série), IX, 1868, стр. 345.

хости воздуха. Недавно Карл Краус также подчеркивал,* что большое влияние на периодические движения листьев оказывает количество поглощенной ими воды. Он полагает, что от этой причины главным образом зависит степень ночного опускания листьев *Polygonum convolvulus*. А если так, то их движения не являются собственно никтитропическими в нашем смысле. Движения сна у растений могут происходить только при благоприятных температурных условиях: *Erythrina crista-galli*, росшая на открытом воздухе возле стенки, повидимому, находилась в состоянии отличного здоровья, однако ее листочки не засыпали, между тем как листочки другого экземпляра, находившегося в теплице, ночью все вертикально свисали. В огороде листочки *Phaseolus vulgaris* в течение первой половины лета не спали. Ш. Руайе говорит,** имея в виду растения, произрастающие во Франции, что они не спят, если температура ниже 5° С, или 41°F. У некоторых спящих растений, а именно у видов Tropaeolum, Lupinus, Ipomoea, Abutilon, Siegesbeckia и, вероятно, других родов листья принимают вертикальное ночное положение только в том случае, если в течение дня они были хорошо освещены. Вероятно, благодаря этому обстоятельству проростки *Chenopodium album* и *Siegesbeckia orientalis*, выращенные нами в середине зимы, не засыпали, несмотря на то, что находились при благоприятной температуре. Наконец, сильное сотрясение от ветра, которому в течение нескольких минут подвергались листья *Maranta arundinacea* (находившейся раньше в теплице в полном покое), было причиной того, что в продолжение двух следующих ночей они не засыпали.

Теперь мы изложим наши наблюдения над спящими растениями, произведенные по способу, описанному во введении. Чтобы избежать круговой нутации стебля, последний (если не указано противное) всегда привязывался у самого основания листа, движения которого наблюдались. Так как чертежи делались на вертикальных стеклянных пластинках, помещенных перед растением, то зарисовывание его движений, очевидно, становилось невозможным, как только вечером лист сильно наклонялся вверх или вниз. Поэтому следует иметь в виду, что прерывистые линии, представляющие вечерние и ночные движения, всегда должны быть продолжены вверх или вниз значительно дальше, чем показано на диаграмме. Выводы, которые могут быть сделаны на основании наших наблюдений, будут указаны в конце этой главы.

В нижеследующем списке приведены все известные нам роды, в которых встречаются спящие растения. Мы следовали той же системе размещения видов, как и в предыдущих случаях, и приводим номер семейства. Этот список представляет некоторый интерес, ибо он показывает, что способность спать свойственна немногим растениям, распределяющимся по всей системе сосудистых растений. Большое число родов, указанных в этом списке, мы сами наблюдали более или менее тщательно. Однако некоторые виды приводятся на основании данных других авторов (имена которых указываются в списке), и о них нам нечего больше прибавить. Несомненно, список является очень несовершенным, и в него можно было бы включить несколько родов из труда Линнея «Somnus plantarum». Однако в некоторых из приводимых им случаев мы не могли установить, занимали ли ночью пластинки поло-

* «Beiträge zur Kenntnis der Bewegungen» etc., «Flora», 1879, pp. 42, 43, 67 etc.

** «Annal. des Sc. Nat. Bot.», (5 série), IX, 1868, p. 366.

жение, близкое к вертикальному. Например, Линней относит к спящим растениям *Lathyrus odoratus* и *Vicia faba*, у которых мы ни разу не наблюдали движения, заслуживающего получить название сна, а так как никто не может сомневаться в точности наблюдений Линнея, то мы оставляем этот вопрос нерешенным.

Список родов, содержащих виды, листья которых спят

КЛАСС I. *ДВУДОЛЬНЫЕ.*

Подкласс I. *Покрытосемянные*

Род	*Семейство*
Githago	Caryophylleae (26)
Stellaria (Баталин)	»
Portulaca (Ш. Руайе)	Portulaceae (27)
Sida	Malvaceae (36)
Abutilon	»
Malva (Линней и Пфеффер)	»
Hibiscus (Линней)	»
Anoda	»
Gossypium	»
Ayenia (Линней)	Sterculaceae (37)
Triumfetta (Линней)	Tiliaceae (38)
Linum (Баталин)	Lineae (39)
Oxalis	Oxalidae (41)
Averrhoa	»
Porlieria	Zygophylleae (45)
Guaiacum	»
Impatiens (Линней, Пфеффер, Баталин)	Balsamineae (48)
Tropaeolum	Tropaeoleae (49)
Crotolaria (Тизельтон-Дайер)	Leguminosae (75) Подсем. II
Lipinus	» »
Cytisus	» »
Trigonella	» Подсем. III
Medicago	» »
Melilotus	» »
Trifolium	» »
Securigera	» Подсем. IV
Lotus	» »
Psoralea	» Подсем. V
Amorpha (Дюшартр)	» »
Daelea	» »
Indigofera	» »
Tephrosia	» »
Wistaria	» »
Robinia	» »
Sphaerophysa	» »
Colutea	» »
Astragalus	» »
Glycyrrhiza	» »
Coronilla	» Подсем. VI
Hedysarum	» »
Onobrychis	» »
Smithia	» »
Arachis	» »
Desmodium	» »
Urania	» »

Подкласс I. *Покрытосемянные*

(Продолжение)

Род	*Семейство*
Vicia	Legum. Подсем. VII
Centrosema	» Подсем. VIII
Amphicarpaea	» »
Glycine	» »
Erythrina	» »
Apios	» »
Phaseolus	» »
Sophora	» Подсем. X
Caesalpinia	» Подсем. XIII
Haematoxylon	» »
Gleditschia (Дюшартр)	» »
Poinciana	» »
Cassia	» Подсем. XIV
Bauhinia	» Подсем. XV
Tamarindus	» Подсем. XVI
Adenanthera	» Подсем. XX
Prosopis	» »
Neptunia	» »
Mimosa	» »
Schrankia	» »
Acacia	» Подсем. XXII
Albizzia	» Подсем. XXIII
Melaleuca (Бушэ)	Myrtaceae (94)
Oenothera (Линней)	Onagrarieae (100)
Passiflora	Passifloraceae (105)
Siegesbeckia	Compositae (122)
Ipomoea	Convolvulaceae (151)
Nicotiana	Solaneae (157)
Mirabilis	Nyctagineae (177)
Polygonum (Баталин)	Polygoneae (179)
Amaranthus	Amaranthaceae (180)
Chenopodium	Chenopodieae (181)
Pimelia (Бушэ)	Thymeteae (188)
Euphorbia	Euphorbiaceae (202)
Phyllanthus (Пфеффер)	»

Подкласс II. *Голосемянные*

Abies (Шатен)	

КЛАСС II. *ОДНОДОЛЬНЫЕ*

Thalia	Cannaceae (21)
Maranta	»
Colocasia	Aroideae (30)
Strephium	Gramineae (55)

КЛАСС III. *СПОРОВЫЕ*

Marsilea	Marsileaceae (4)

Cithago segetum (Caryorhylleae). — Первые листья, развивающиеся на молодых проростках, ночью поднимаются вверх и смыкаются друг с другом. У одного более старого проростка два молодых листа стояли в полдень на 55° выше горизонта, а ночью на 86°, так что каждый поднялся на 31°. В нескольких случаях, однако, угол подъема был меньше. Такие же наблюдения иногда делались над молодыми листьями (ибо более старые движутся очень незначительно), развившимися на растениях, близких к полной зрелости. Баталин указывает («Flora», Oct. I, 1873. S. 437), что молодые листья Stellaria ночью поднимаются и смыкаются так тесно, что все вместе образуют большие почки.

Sida (Malvaceae). — Никтитропические движения листьев в этом роде замечательны в нескольких отношениях. Баталин сообщает нам (см. также «Flora», Oct. I, 1873. S. 437), что листья S. *napoea* ночью опускаются, однако на какой угол, он не помнит. С другой стороны, листья *S. rhombifolia* и *retusa* поднимаются вертикально вверх и прижимаются к стеблю. Таким образом, здесь, в пределах одного и того же рода, мы имеем движения, происходящие в прямо противоположных направлениях. Далее, листья *S. rhombifolia* снабжены подушечкой, состоящей из массы небольших, лишенных хлорофилла клеточек, длинные оси которых расположены перпендикулярно к оси черешка. При измерении вдоль этой линии оказывается, что эти клетки в пять раз короче клеток черешка. Однако границы, резко отделяющей их от этих последних и обычно наблюдаемой у подушечек большинства растений, не существует, и они постепенно переходят в более крупные клетки черешка. С другой стороны, *S. napoea*, как указывает Баталин, не имеет подушечки. Он сообщает нам, что у некоторых видов этого рода можно проследить постепенный переход между этими двумя состояниями черешка. *Sida rhombifolia* представляет иную особенность, которую мы не наблюдали у других спящих листьев. А именно — на очень молодых растениях листья, как нам удалось установить в нескольких случаях, не спят, хотя и поднимаются немного вечером. Между тем, листья более старых растений совершают заметное движение сна. Например, один лист (имевший 0,85 дюйма в длину) очень молодого проростка, в 2 дюйма высотою, в полдень стоял на 9° выше горизонта, а в 10 часов вечера — на 28°, поднявшись, таким образом, всего на 19°. Другой лист (имевший 1,4 дюйма в высоту) проростка той же высоты стоял в те же два периода под углом в 7° и 32° и, таким образом, поднялся на 25°. Эти листья, двигавшиеся так незначительно, имели довольно хорошо развитую подушечку. Через несколько недель, когда эти же проростки достигли в высоту $2^1/_2$ и 3 дюймов, некоторые молодые листья стояли ночью почти вертикально вверх, другие же были сильно приподняты. То же самое наблюдалось и на вполне взрослых цветущих кустах.

Движение одного листа зарисовывалось от 9 часов 15 минут утра 28 мая до 8 часов 30 минут утра 30 мая. Температура была слишком низкая (15 — 16° С) и освещение едва ли достаточное; в результате, листья наклонялись ночью далеко не так сильно, как прежде и как они наклонялись позже, после перенесения в теплицу; однако других каких-либо отклонений в движениях не наблюдалось. В первый день лист опускался до 5 часов 15 минут вечера; затем он быстро и сильно поднимался до 10 часов 5 минут вечера, а за остальную часть ночи поднялся лишь немного выше (рис. 126). Ранним утром на следующий день (29-го) лист быстро опускался до 9 часов по несколько зигзагообразной линии и достиг к этому времени приблизительно того же положения, какое он занимал накануне утром. В течение остальной части дня он медленно снижался, делая зигзаги в стороны. Вечерний подъем начался так же, как и прежде, после 4 часов дня, а на следующее утро лист опять быстро опускался. Как можно видеть на диаграмме, восходящие и нисходящие линии не со-

впадают. 30-го был сделан новый чертеж (здесь не приведенный) в значительно увеличенном масштабе, так как верхушка листа отстояла теперь от вертикальной стеклянной пластинки на 9 дюймов. Чтобы более тщательно проследить путь, проходимый в то время, когда дневное опускание сменяется ночным подъемом, между 4 часами и 10 часами 30 минутами пополудни точки ставились через каждые полчаса. Благодаря этому, боковое зигзагообразное движение в течение вечера сделалось более заметным, чем на приведенной диаграмме, однако характер его был тот же, что и там. У нас осталось впечатление, что лист производил излишние движения, вследствие чего большой ночной подъем не мог произойти слишком рано.

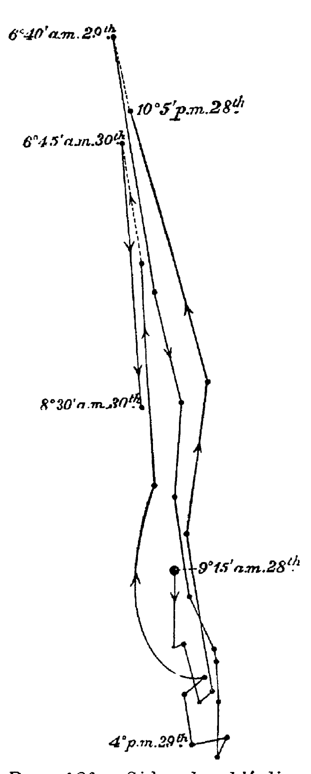


Рис. 126. *Sida rhombifolia*

Круговая нутация и никтитропические движения (или движения сна) листа на молодом растении, высотою в $9^1/_2$ дюймов. Нить была прикреплена к средней жилке почти вполне развившегося листа, имевшего в длину $2^3/_8$ дюйма. Движение зарисовывалось под потолочным окном. Верхушка листа находилась в $5^5/_8$ дюйма от вертикальной стеклянной пластинки, так что диаграмма увеличена незначительно.

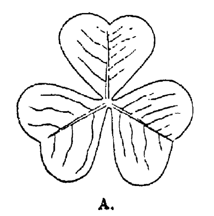
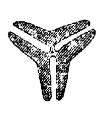
[*a. m.* — утра, *p. m.* — пополудни.]

Abutilon Darwinii (Malvaceae). — Листья нескольких очень молодых растений стояли днем почти горизонтально, ночью же свисали вертикально вниз. Очень нежные растения, находившиеся в большой комнате, освещенной только с потолка, ночью не спали, ибо для этого необходимо чтобы листья были хорошо освещены в течение дня. Семядоли не спят. Линней указывает, что листья его *Sida abutilon* ночью опускаются перпендикулярно вниз, между тем как черешки поднимаются. Проф. Пфеффер сообщает нам, что листья одной Malva, родственной *M. sylvestris*, ночью сильно поднимаются. Этот род, равно как и род Hibiscus, включен Линнеем в его список спящих растений.

Anoda Wrightii (Malvaceae). — Листья, развившиеся на очень молодых растениях, достигнув умеренной величины, ночью опускаются либо почти вертикально вниз, либо образуя угол около 45° ниже горизонта. В величине ночного опускания наблюдается значительная изменчивость, зависящая отчасти от того, насколько интенсивно листья были освещены в течение дня. Однако, пока листья совсем молоды, они не опускаются ночью вниз, что является весьма необычным обстоятельством. Верхушка черешка, в месте соединения его с пластинкой, развита в подушечку, имеющуюся уже у очень молодых листьев, которые не спят. Правда, у них она не так хорошо развита, как у более старых листьев.

Gossypium (var. Nankin cotton, Malvaceae). — Несколько молодых листьев, от 1 до 2 дюймов в длину, развившихся на двух проростках, имевших 6 и $7^1/_2$ дюймов в высоту, в полдень 8 и 9 июля стояли горизонтально или же немного поднимались над горизонтом. Однако к 10 часам вечера они опустились ниже горизонта на 68—90°. Когда эти же растения сделались вдвое выше, то их листья ночью свисали вниз почти или совсем вертикально. Листья нескольких больших экземпляров *G. maritimum* и *Brazilense*, находившиеся в очень плохо освещенной теплице, только иногда ночью сильно опускались вниз, но едва ли в такой степени, чтобы их можно было назвать спящими.

Oxalis (Oxalidae). — У большинства видов этого большого рода три листочка опускаются ночью вертикально вниз, но так как их черешки коротки, то из-за недостатка места пластинки могут принять это положение только тогда, когда они каким-либо образом сделаются у́же. Это достигается тем, что они в большей или меньшей степени складываются (рис. 127). Угол, образуемый двумя половинками одного и того же листочка, как оказалось, изменяется у различных индивидуумов нескольких видов между 92° и 150°. У трех наилучше сложившихся листочков *O. fragrans* он составлял 76°, 74° и 54°. У трех листочков одного и того же листа этот угол часто бывает неодинаков. Так как ночью листочки опускаются вниз и складываются, то их нижние поверхности подходят близко одна к другой (см. В) или даже тесно соприкасаются. Это обстоятельство могло бы навести на мысль, что целью складывания является защита нижних поверхностей листочков. Если бы это было так, то данный случай представлял бы собою резко выраженное исключение из того правила, что при наличии какой-либо разницы в степени защищенности обеих поверхностей листа от лучеиспускания наиболее защищенной является всегда верхняя поверхность. Есть, однако, основания предполагать, что складывание листочков и взаимное сближение их нижних поверхностей только помогает им опускаться вертикально вниз; это находит себе подтверждение в том, что когда листочки не отходят лучеобразно от вершины общего черешка или же когда есть достаточно места вследствие более значительной длины черешков, то листочки опускаются вниз, не складываясь. Это наблюдается у листочков *O. sensitiva*, *Plumierii* и *bupleurifolia*.

A. B.

Рис. 127. *Oxalis acetosella*

А— вид листа прямо сверху; В — диаграмма уснувшего листа, если на него смотреть также сверху.

Нет никакой надобности приводить длинный список многих видов, которые спят описанным выше образом. Это относится также к видам, имеющим мясистые листья, подобно *O. carnosa*, или крупные, как *O. Ortegesii*, или четыре листочка, как у *O. variabilis*. Имеются, однако, несколько видов, не проявляющих никаких признаков сна, а именно *O. pentaphilla*, *enneaphylla*, *hirta* и *rubella*. Мы опишем теперь характер движений у некоторых видов.

Oxalis acetosella. — Движение листочка, вместе с движением главного черешка, показано на следующей диаграмме (рис. 128), зарисованной между 11 часами утра 4 октября и 6 часами 45 минутами утра 5 октября. После 5 часов 30 минут пополудни 4-го листочек быстро опускался и в 7 часов вечера висел вертикально. В течение некоторого времени перед тем, как он принял это положение, его движение, очевидно, нельзя было больше зарисовывать на вертикальной стеклянной пластинке; поэтому прерывистую линию на диаграмме, как в этом, так и во всех других случаях, следовало бы продолжить значительно ниже. К 6 часам 45 минутам следующего утра листочек значительно поднялся и продолжал подниматься еще в течение часа. Однако, судя по другим наблюдениям, он должен был бы вскоре начать новое опускание. Между 11 часами утра и 5 часами 30 минутами вечера листочек двигался, по крайней мере, четыре раза вверх и четыре раза вниз, прежде чем началось большое ночное опускание. В полдень он достиг своей наиболее высокой точки. Подобные наблюдения были сделаны и на двух других листочках, приблизительно с теми же результатами. Сакс и Пфеффер также вкратце описали * автономные движения листьев этого растения.

* Sachs, «Flora», 1873, S. 470 etc.; Pfeffer, «Die Period. Bewegungen», etc., 1875, S. 53.

В другом случае черешок листа был привязан к небольшой палочке чуть ниже листочков, а к средней жилке одного из них была прикреплена нить с шариком сургуча на верхушке, метка же была помещена на близком расстоянии позади. В 7 часов вечера, когда листочки спали, нить висела вертикально вниз; движения шарика зарисовывались затем до 10 часов 40 минут вечера, как это показано на следующей диаграмме (рис. 129). Здесь мы видим, что листочек, находясь в состоянии сна, слегка двигался из стороны в сторону, а также немного перемещался вверх и вниз.

Рис. 128. *Oxalis acetosella*

Круговая нутация и никтитропические движения почти вполне развившегося листа, с нитью, прикрепленной к средней жилке одного из листочков. Зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке в течение 20 часов 45 минут.

[*a.m.* — утра, *Noon.* — полдень, *p.m.* — пополудни.]

Oxalis Valdiviana. — Листья похожи на листья предыдущего вида. В течение двух дней зарисовывались движения двух листочков (причем главные черешки обоих были привязаны); однако рисунки не приведены, ибо они похожи на рисунки *O. acetosella*, с той только разницей, что колебания вверх и вниз в течение дня не были такими частыми, а боковое движение было сильнее, вследствие чего описывались более широкие эллипсы. Листья пробуждались утром очень рано, ибо к 6 часам 45 минутам утра 12 и 13 июня они не только поднялись на свою полную высоту, но и начали уже опускаться, т. е. они нутировали по кругу. В предыдущей главе мы видели, что семядоли этого растения ночью не опускаются, а поднимаются вертикально вверх.

Oxalis Ortegesii. — Большие листья этого растения спят так же, как и листья предыдущих видов. Главные черешки длинные. Между полуднем и 10 часами вечера черешок молодого листа поднялся на 20°, между тем как черешок более старого листа поднялся всего на 13°. Благодаря этому подъему черешков и вертикальному опусканию больших листочков листья ночью сближаются один с другим, и растение в целом представляет тогда собою значительно меньшую лучеиспускающую поверхность, чем в течение дня.

Oxalis Plumierii. — Для этого вида характерно, что три листочка не окружают верхушку черешка, а конечный листочек составляет продолжение черешка, имея с каждой стороны по боковому листочку. Все они засыпают, опускаясь вертикально вниз, но при этом совсем не складываются. Черешок довольно длинный. Привязав черешок одного листа к палочке, мы зарисовывали движение конечного листочка на вертикальной стеклянной пластинке в течение 45 часов. Движение имело очень простой характер: после 5 часов вечера наблюдалось быстрое опускание, а следующим утром рано быстрый подъем. В середине дня листочек двигался медленно и немного отклонялся в стороны. Таким образом, восходящие и нисходящие линии не совпадали, и каждый день описывался один большой эллипс. Других признаков круговой нутации не было, и, как мы позже увидим, этот факт представляет интерес.

Oxalis sensitiva. — Как и у предыдущего вида, ночью листочки опускаются вертикально вниз, не складываясь. Сильно удлиненный главный черешок вечером значительно поднимается; однако у некоторых очень молодых растений подъем начинается лишь поздней ночью. Мы видели, что семядоли ночью не опускаются, подобно листочкам, а поднимаются вертикально вверх.

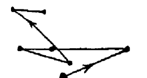


Рис. 129. *Oxalis acetosella*

Круговая нутация листочка во время сна. Зарисовывалась на вертикальной стеклянной пластинке в течение 3 часов 40 минут.

Oxalis bupleurifolia. — Этот вид замечателен своими листообразными черешками, похожими на филлодии многих видов Acacia. Листочки невелики, имеют более бледную зеленую окраску и более нежны, чем листовидные черешки. Листочек, над которым производились наблюдения, имел в длину 0,55 дюйма и сидел на черешке в 2 дюйма длиною и 0,3 дюйма шириною. Можно подозревать, что листочки находятся на пути к недоразвитию, которое действительно наблюдается у другого бразильского вида, *O. rusiformis.* Тем не менее, у данного вида никтитропические движения выражены превосходно. Сначала наблюдения в течение 48 часов производились над листовидным черешком, и оказалось, как показано на прилагаемом рисунке (рис. 130), что он непрерывно нутировал по кругу. Днем и в первую половину ночи он поднимался, в остальное же время ночи и ранним утром опускался. Однако движение было недостаточно сильным, чтобы его можно было назвать сном. Восходящие и нисходящие линии не совпадали, так что каждый день описывался один эллипс. Движение было лишь слегка зигзагообразно. Если бы нить была прикреплена в продольном направлении, то, вероятно, мы увидели бы более сильное боковое движение, чем показано на диаграмме.

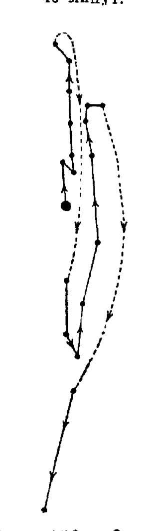


Рис. 130. *Oxalis bupleurifolia*

Круговая нутация листовидного черешка; нить была прикреплена наискось поперек кончика черешка. Движения зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке от 9 часов утра 26 июня до 8 часов 50 минут утра 28-го. Верхушка листочка находилась в 4½ дюймах от стеклянной пластинки, так что движение увеличено несильно. Растение высотою в 9 дюймов, освещалось сверху. Темп. 23½—24½ °С.

Затем наблюдения производились над конечным листочком другого листа (с привязанным черешком); его движения показаны на рис. 131. В течение дня листочки находятся в горизонтальном положении, ночью же вертикально свисают, а так как черешок в течение дня поднимается, то вечером листочкам, чтобы принять свое вертикальное ночное положение, приходится отклониться вниз более чем на 90°. В первый день листочек просто двигался вверх и вниз; на второй день между 8 часами утра и 4 часами 30 минутами дня он ясно нутировал по кругу, после чего началось большое ночное опускание.

Averrhoa bilimbi (Oxalidae). — Давно было известно, * во-первых, что листочки этого рода спят; во-вторых, что в течение дня они произвольно двигаются; в-третьих, что они чувствительны к прикосновению; но ни в одном из этих отношений они не отличаются существенно от видов Oxalis. Однако, как показал недавно м-р Р. Линч,** они отличаются тем, что их произвольные движения сильно выражены. В теплый солнечный день листочки *A. bilimbi*, быстро один за другим опускающиеся вниз и затем медленно поднимающиеся вверх, представляют любопытное зрелище. Их движения сопер-

* Dr. Bruce, «Philosophical Trans.», 1785, p. 356.
** «Journal Linn. Soc.», vol. XVI, 1877, p. 231.

ничают с движениями *Desmodium gurans*. Ночью листочки свисают вертикально вниз. Теперь они становятся неподвижными, но это может быть обусловлено тем, что противоположные листочки прижаты один к другому (рис. 132). Главный черешок днем постоянно двигается; однако тщательных наблюдений над этим движением мы не производили. Приведенные тут диаграммы графически представляют изменения угла, который данный листочек образует с вертикалью. Наблюдения производились следующим образом. Растущее в горшке растение находилось при высокой температуре, черешок подлежащего наблюдению листа был направлен прямо к наблюдателю, будучи отделен от последнего вертикальной стеклянной стенкой. Черешок был привязан таким образом, что базальное сочленение, или подушечка, одного из боковых листочков находилась в центре градуированной дуги, помещенной непосредственно за листочком. Тонкая стеклянная нить была прикреплена к листу таким образом, что составляла как бы продолжение средней жилки. Эта нить служила указателем. По мере того, как лист поднимался и опускался, поворачиваясь вокруг своего базального сочленения, его угловое движение можно было отмечать путем отсчетов через короткие интервалы положения, занимаемого стеклянной нитью на градуированной дуге. Чтобы избежать ошибки параллакса, все отсчеты производились через небольшое кольцо, нарисованное на вертикальной стеклянной пластинке на одной линии с сочленением листочка и с центром градуированной дуги. На приведенных тут диаграммах ординаты представляют углы, которые листочек последовательно образовывал с вертикалью.* Следовательно, падение кривой соответствует действительному опусканию листа, а нулевая линия обозначает вертикальное его положение, вершиной вниз. Рис. 133 представляет характер движений, происходящих вечером, как только листочки начинают принимать свое ночное положение. В 4 часа 55 минут дня листочек составлял с вертикалью угол в 85°, т. е. был всего на 5° ниже горизонта. Однако, чтобы диаграмма могла поместиться на нашей странице, опускание листочка изображено, начиная не с 85°, а с 75°. Вскоре после 6 часов вечера листочек свисал вертикально вниз и достиг своего ночного положения. Между 6 часами 10 минутами и 6 часами 35 минутами вечера он проделал ряд небольших колебаний, около 2° каждое, длившихся 4 или 5 минут. Окончательное состояние покоя листочка, которое, наконец, наступило, на диаграмме не показано. Ясно видно, что каждое коле-

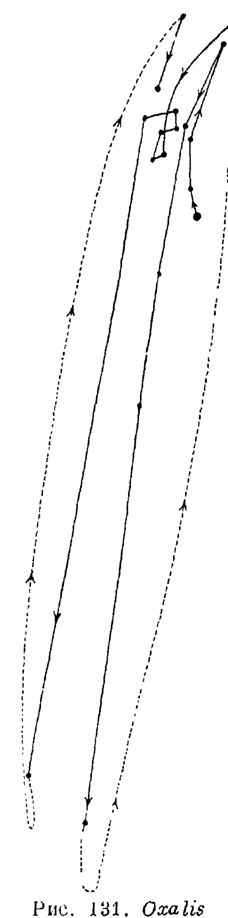


Рис. 131. *Oxalis bupleurifolia*

Круговая нутация и никтитропическое движение конечного листочка, с нитью, прикрепленной вдоль средней жилки. Зарисовано на вертикальной стеклянной пластинке от 9 часов утра 26 июня до 8 часов 45 минут утра 28-го. Условия те же, что и в предыдущем случае.

* На всех диаграммах 1 мм в горизонтальном направлении представляет одну минуту времени. Каждый миллиметр в вертикальном направлении представляет один градус углового движения. На рис. 133 и 134 температура представлена (вдоль ординат) в масштабе, в котором 1 мм соответствует 0,1° С. На рис. 135 каждый миллиметр равен 0,2° F.

бание представляет собою постепенный подъем, за которым наступает внезапное падение. Каждый раз, как листочек опускался, он подходил к ночному положению ближе, чем в предыдущем случае. Амплитуда колебаний уменьшалась по мере того, как становились короче периоды колебания.

При ярком солнечном свете листочки свисают, принимая очень наклонное положение. На рассеянном свету наблюдался подъем листочка в течение 25 минут. Затем экран был удален, так что растение оказалось ярко освещенным (BR на рис. 134), и в течение одной минуты листочек начал опускаться; в конце концов он снизился до 47°, как показано на диаграмме. Это опускание произошло шестью нисходящими ступенями, в точности похожими на те, которые наблюдались при ночном падении. После этого растение было снова затенено (SH), и в результате последовал продолжительный медленный подъем, который длился до тех пор, пока, при BR′, не был снова открыт доступ солнечному свету и не начался новый ряд опусканий. Во время этого опыта прохладный воздух поступал к растению через окно, открывавшееся одновременно с удалением экранов, так что, несмотря на освещение растения солнцем, температура не поднималась.

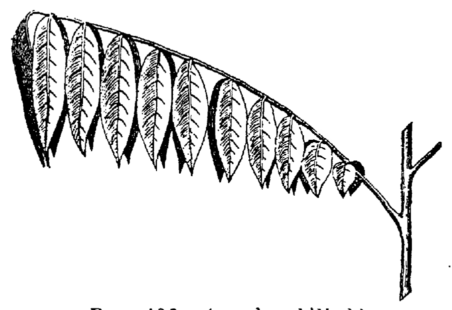


Рис. 132. *Averrhoa bilimbi*
Спящий лист. Рисунок уменьшен.

Влияние повышения температуры на рассеянном свету показано на рис. 135. Температура начала повышаться в 11 часов 35 минут утра (вследствие того, что был затоплен камин), однако до 12 часов 42 минут происходило заметное опускание. Из диаграммы можно видеть, что когда температура достигла наибольшей высоты, происходили быстрые колебания с небольшой амплитудой, причем среднее положение листочка в это время было ближе к вертикали. Когда температура начинала падать, то колебания становились более медленными и приобретали бо́льшую амплитуду, а среднее положение листа снова приближалось к горизонтали. Скорость колебаний иногда была больше, чем это представлено на приведенной выше диаграмме. Так, когда температура равнялась 31—32° С, то в течение 19 минут наблюдалось 14 колебаний величиною в несколько градусов. С другой стороны, колебания могли происходить и значительно медленнее. Так, наблюдения над одним листочком (при 25°С) показали, что он поднимался в течение 40 минут, прежде чем опустился и завершил свое колебание.

Porlieria hygrometrica (Zygophyllaceae). — Листья этого растения (чилийская форма) имеют в длину от 1 до $1^1/_2$ дюйма и несут с каждой стороны по 16 или 17 маленьких листочков, которые не расположены друг против друга. Они соединены с черешком сочленениями, а черешок с ветвью—при помощи подушечки. Следует заметить, что под одним названием, повидимому, смешаны две формы. Листья на кусте из Чили, присланном нам из Кью, имели много листочков, между тем как листья на растениях Ботанического сада в Вюрцбурге имели всего 8 или 9 пар. Общий характер кустов тоже казался несколько различным. Мы увидим также, что они отличаются одной замечательной физиологической особенностью. У чилийского растения черешки молодых листьев на вертикальных веточках днем были расположены горизонтально, ночью же опускались вертикально вниз, располагаясь параллельно веточке и в непосредственной близости от нее. Черешки несколько более старых листьев

Рис. 133. *Averrhoa bilimbi*

Угловые движения листочка при вечернем его опускании, когда он засыпает. Температура 78—81° F [25,6—27,2° C.]

[P.M. — пополудни.]

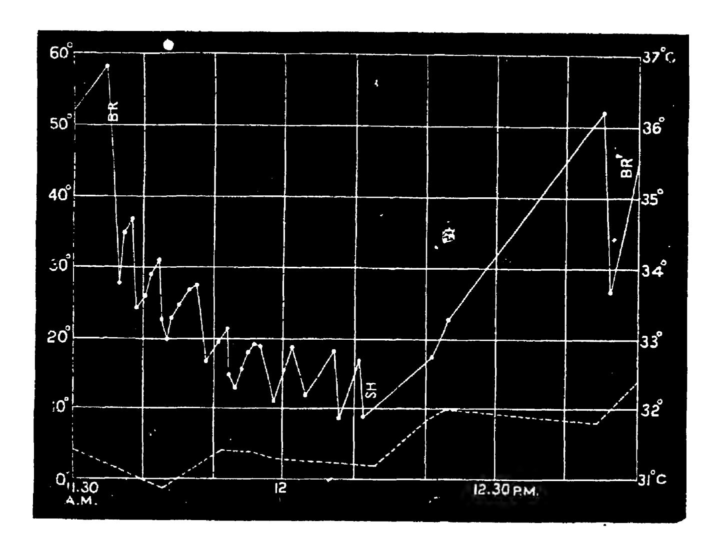


Рис. 134. *Averrhoa bilimbi*

Угловые движения листочка при переходе от яркого освещения к затемнению. Температура (прерывистая линия) оставалась почти одинаковой.

[A.M. — утра, P.M. — пополудни.]

ночью лишь сильно наклонялись, но не опускались вертикально. В одном случае мы нашли веточку, которая росла отвесно вниз, причем черешки на ней двигались по отношению к веточке в том же направлении, как и в вышеуказанных случаях, т. е. поднимались. На горизонтальных веточках более моло-

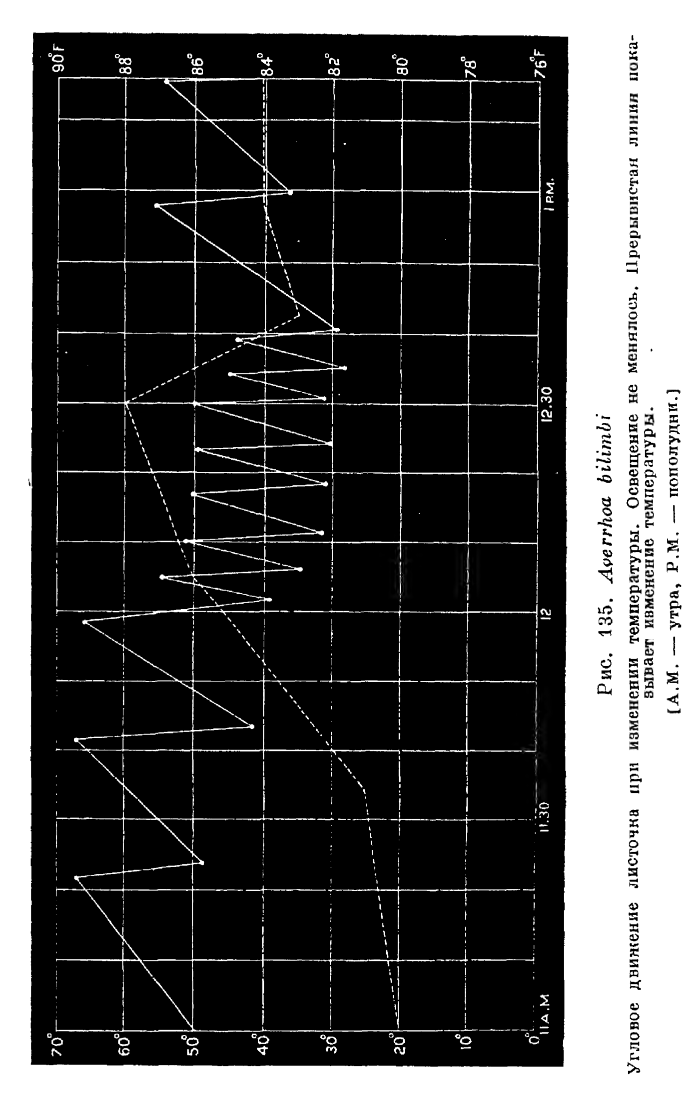


Рис. 135. *Averrhoa bilimbi*

Угловое движение листочка при изменении температуры. Освещение не менялось. Прерывистая линия показывает изменение температуры.

[A.M. — утра, P.M. — пополудни.]

дые черешки двигаются также ночью в том же направлении, что и в других случаях, т. е. к веточке и, следовательно, принимают горизонтальное положение. Однако замечательно, что более старые черешки на той же веточке, хотя и двигаются немного в том же направлении, однако изгибаются также и вниз. Таким образом, они принимают по отношению к центру земли и к веточке положение, несколько отличающееся от положения черешков на веточках, направленных вертикально вверх. Что касается листочков, то ночью они до тех

пор двигаются к верхушке черешка, пока средние жилки не примут положения, приблизительно параллельного последнему. Тогда они лежат, прикрывая друг друга, как черепица. Таким образом, половина верхней поверхности каждого листочка тесно соприкасается с половиною нижней поверхности следующего ближайшего листочка, и у всех у них, за исключением базальных, вся верхняя поверхность и половина нижней хорошо защищены. Листочки, сидящие на противоположных сторонах одного и того же черешка, не приходят ночью в тесное соприкосновение один с другим, как это наблюдается у листочков столь многих Leguminosae, а остаются отделенными открытым желобком. Они не могут в точности совпадать друг с другом еще и по той причине, что расположены, чередуясь друг с другом.

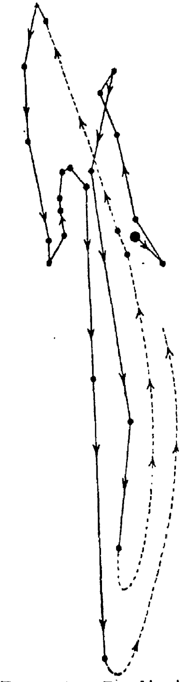


Рис. 136. *Porlieria hygrometrica*

Круговая нутация и никтитропическое движение черешка листа; зарисовывались от 9 часов 35 минут утра 7 июля приблизительно до полуночи 8-го. Верхушка листа находилась $7^1/_2$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Температура $19^1/_2$—$20^1/_2$° C.

Круговая нутация черешка одного листа, имевшего $^3/_4$ дюйма в длину и сидевшего на направленной вертикально вверх веточке, наблюдалась в течение 36 часов и показана на приведенной диаграмме (рис. 136). В первое утро лист немного опускался, а затем поднимался до 1 часа дня, что, вероятно, было обусловлено тем, что он освещался сверху через потолочное окно. После этого он в очень незначительной степени нутировал по кругу вокруг одного и того же места приблизительно до 4 часов дня, когда началось большое ночное опускание. В течение последней части ночи или очень раннего утра следующего дня лист снова поднимался. На второй день в течение утра и до 1 часа дня он опускался, и это, несомненно, было его нормальным поведением. От 1 до 4 часов дня он поднимался зигзагами, и вскоре после того началось большое вечернее опускание. Таким образом, в течение 24 часов он совершил двойное колебание.

Видовое название, которое дали этому растению Руиз и Павон, показывает, что на своей засушливой родине оно каким-то образом реагирует на влияние сухости или влажности воздуха.* В ботаническом саду в Вюрцбурге одно растение находилось на открытом воздухе в горшке и ежедневно поливалось, другое же находилось в грунту и совсем не поливалось. После нескольких дней жаркой и сухой погоды в состоянии листочков на обоих этих растениях наблюдалось большое различие. Листочки на растении, которое росло в грунту и не поливалось, оставались в течение дня наполовину или совершенно закрытыми. Однако веточки, срезанные с этого куста и опущенные концами в воду, или совершенно в нее погруженные, или же помещенные во влажную атмосферу под стеклянным колпаком, раскрывали свои листья, несмотря на то, что находились под палящими лучами солнца. Между тем, листочки на растении в грунту оставались закрытыми. После сильного дождя листья того же самого растения оставались открытыми два дня, затем в течение двух дней закрывались наполовину, а еще через день закрылись совсем. После этого растение было

* «Systema Veg. Florae Peruvianae et Chilensis», tome I, p. 95, 1798. Мы не можем понять приводимых авторами данных о поведении этого растения на его родине. Там много говорится о его способности предсказывать изменения погоды, причем, повидимому, ясность неба в значительной степени определяет открывание и закрывание листочков.

обильно полито, и на следующее утро его листочки совершенно раскрылись. Другое растение, в горшке, было выставлено на сильный дождь, а затем помещено перед окном в лаборатории с открытыми листочками, причем они оставались в таком положении в дневное время в течение 48 часов. Однако еще через день они оказались наполовину закрытыми. Затем растение было полито, и в течение двух следующих дней листочки оставались открытыми. На третий день они опять закрылись наполовину, однако после новой поливки оставались открытыми в течение двух следующих дней. Из этих нескольких фактов мы можем заключить, что растение скоро начинает ощущать недостаток воды и что, как только это случится, оно частично или полностью закрывает свои листочки, которые, будучи сложены подобно черепице, оставляют для испарения лишь небольшую поверхность. Таким образом, можно думать, что это движение, напоминающее сон и происходящее только тогда, когда почва суха, представляет собою приспособление против потери влаги.

Куст, происходивший из Чили, имевший в высоту около 4 футов и густо покрытый листьями, вел себя совсем иначе, а именно в течение дня он никогда не закрывал своих листочков. 6 июля земля в небольшом горшке, в котором он рос, казалась чрезвычайно сухой, и поэтому горшок был полит очень небольшим количеством воды. Спустя 21 и 22 дня (27-го и 28-го), в течение которых растение не получило ни капли воды, листья начали опускаться, однако они не обнаруживали ни малейших признаков закрывания в течение дня. Казалось почти невероятным, чтобы какое-либо растение, за исключением мясистых, могло оставаться живым в почве настолько сухой, что она напоминала дорожную пыль. Когда 29-го куст потрясли, то несколько листьев опали, остальные же оказались неспособными спать ночью. Поэтому поздно вечером растение было умеренно полито и кроме того опрыскано водою. На следующее утро куст выглядел более свежим, чем обычно, а ночью листья его заснули. Можно еще прибавить, что одна молодая веточка, росшая на том же кусте, в течение 13 дней была заключена в большую бутылку, закрытую пузырем и до половины наполненную негашеной известью, так что воздух внутри должен был быть необычайно сухим. И, однако, листья на этой веточке нисколько не страдали и вовсе не закрывались даже в самые жаркие дни. Другой опыт с тем же самым кустом был произведен 2 и 6 августа (причем в этот последний день почва казалась особенно сухой). В течение целого дня растение было выставлено на воздухе на ветер; тем не менее листочки не обнаруживали никаких признаков закрывания. Следовательно, чилийская форма значительно отличается от вюрцбургской в том отношении, что, страдая от недостатка воды, не закрывает своих листочков и может жить без нее поразительно долгое время.

Tropaeolum majus (?) (культурная разновидность) (Tropaeoleae). — Несколько растений в горшках стояли в теплице, и пластинки листьев, которые были обращены к окнам, в течение дня сильно наклонялись, а ночью принимали вертикальное положение. В то же время листья, находившиеся на задней стороне горшков, хотя и были освещены через окно в крыше, однако не принимали вертикального положения ночью. Сначала мы думали, что это различие в их положении каким-то образом зависело от гелиотропизма, ибо эти листья весьма гелиотропичны. Однако правильное объяснение заключается в том, что листья засыпают ночью только в том случае, если они были хорошо освещены в течение, по крайней мере, части дня. Незначительное различие в степени освещения определяет, примут они ночью вертикальное положение или нет. Ни в одном случае мы не наблюдали такого хорошо выраженного примера влияния

предварительного освещения на никтитропические движения, как здесь. Листья представляют также и другую особенность в отношении способа утреннего поднятия, или пробуждения, укрепившегося, или унаследованного, в большей степени, чем ночное опускание, или сон. Движения обусловливаются изгибанием верхней части черешка, имеющей от $^1/_2$ до 1 дюйма в длину. Однако часть, ближайшая к пластинке и имеющая около $^1/_4$ дюйма в длину, не изгибается и всегда остается под прямым углом к пластинке. Изгибающаяся часть по строению не представляет никакого внешнего или внутреннего отличия от остальной части черешка. Теперь мы опишем опыты, на которых основаны приведенные выше заключения.

Большой горшок с несколькими растениями был вынесен утром 3 сентября из теплицы и помещен перед северо-восточным окном, и притом, насколько это было возможно, в том же положении относительно света, в каком он находился раньше. На передней, обращенной к окну стороне этих растений были отмечены ниткой 24 листа, причем у некоторых из них пластинки были расположены горизонтально, но у большинства были наклонены приблизительно на 45° ниже горизонта. Ночью все они без исключения приняли вертикальное положение. На следующий день рано утром (4-го) они пришли в свое прежнее положение, ночью же опять сделались вертикальными. 5-го ставни были открыты в 6 часов 15 минут утра, а к 8 часам 18 минутам утра, после того как листья освещались в течение 2 часов 3 минут и приняли свое ночное положение, растения были помещены в темный шкаф. Мы производили над ними наблюдения дважды в течение дня и трижды вечером, в последний раз в 10 часов 30 минут вечера. Оказалось, что ни один из листьев не принял вертикального положения. В 8 часов утра на следующий день (6-го) листья все еще оставались в том же дневном положении, и растения были вновь помещены перед северо-восточным окном. Ночью у всех листьев, обращенных к свету, черешки изогнулись, а пластинки приняли вертикальное положение, между тем как ни один из листьев, находившихся на задней стороне растений, не принял вертикального положения, хотя и они были умеренно освещены рассеянным светом со стороны комнаты. Затем они были помещены на ночь в тот же самый темный шкаф. В 9 часов следующего утра все спавшие листья приняли свое дневное положение. После того горшок был выставлен на 3 часа на солнце, чтобы несколько стимулировать растения. В полдень они были помещены перед тем же северо-восточным окном, ночью листья спали обычным образом и на следующее утро проснулись. В полдень этого дня (8-го) растения, после того как они в течение 5 часов 45 минут находились перед северо-восточным окном и, следовательно, были освещены (хотя и не ярко, так как небо все время было пасмурно), были вновь помещены в темный шкаф. К 3 часам дня положение листьев если и изменилось, то очень мало; таким образом, оказалось, что темнота на них сильно не действует. Но к 10 часам 15 минутам вечера все листья, которые были обращены в течение 5 часов 45 минут освещения на северо-восток, стояли вертикально, между тем как листья на задней части растения сохраняли свое дневное положение. На следующее утро (9-го) листья проснулись, как и в двух предыдущих случаях, в темноте и в темноте же находились целый день. Ночью приняли вертикальное положение очень немногие из них, и это был единственный случай, когда мы наблюдали у этого растения унаследованную тенденцию или привычку спать в определенное время. Что это был действительный сон, указывает то обстоятельство, что те же самые листья, продолжая оставаться в темноте, на следующее утро (10-го) приняли вновь свое дневное положение.

Затем (9 часов 45 минут утра 10-го), после 36 часов пребывания в темноте, горшок был снова помещен перед северо-восточным окном, и ночью пластин-

ки всех листьев (за исключением немногих, находившихся на задней стороне растений) заметно приблизились к вертикальному положению.

В 6 часов 45 минут (11-го), после того как растения в течение только 25 минут освещались с той же самой стороны, что и прежде, горшок был повернут таким образом, что листья, обращенные раньше к свету, были теперь направлены внутрь комнаты. Ни один из них ночью не спал, между тем как некоторые, хотя и немногие, листья, раньше обращенные внутрь комнаты, никогда не получавшие хорошего освещения и не засыпавшие, теперь приняли ночью вертикальное положение. На следующий день (12-го) растение снова было приведено в свое первоначальное положение, так что к свету были обращены те же листья, что и прежде, и теперь они засыпали так же, как и раньше. Мы только прибавим еще, что у некоторых молодых проростков, находившихся в теплице, пластинки первой пары настоящих листьев (семядоли у них подземные) в течение дня находились почти в горизонтальном, а ночью почти в вертикальном положении.

Затем было сделано небольшое число наблюдений над круговой нутацией трех листьев, обращенных к северо-восточному окну. Однако чертежи не приводятся, так как листья несколько двигались к свету. Было, однако, ясно, что в течение дня они поднимались и опускались не один раз, причем восходящие и нисходящие линии местами были чрезвычайно зигзагообразны. Ночное опускание началось около 7 часов вечера, но к 6 часам 45 минутам следующего утра листья уже значительно поднялись.

Leguminosae. — Это семейство заключает в себе значительно больше родов со спящими видами, чем все другие семейства, взятые вместе. Номера подсемейств, к которым принадлежит каждый род, приведены согласно системе Бентама и Гукера.[66]

Crotolaria (sp.?) (подсемейство 2). — У этого растения листья цельные, и как нам сообщил м-р Т. Тизельтон-Дайер, ночью они поднимаются вертикально вверх и прижимаются к стеблю.

Lupinus (подсемейство 2). — Дланевидные или лапчатые листья видов этого большого рода засыпают тремя различными способами. Один из наиболее простых заключается в том, что ночью все листочки круто наклоняются вниз, между тем как днем они находятся в горизонтальном положении. Это показано на прилагаемых рисунках (рис. 137) листа *L. pilosus*, изображенного в дневном положении, каким он представляется, если на него смотреть прямо сверху (A), и в ночном, в состоянии сна, с листочками, наклоненными вниз (B). Так как в этом положении листочки сходятся друг с другом и так как при этом они не складываются, подобно листочкам рода Oxalis, то они не могут принимать вертикального свисающего положения. Однако часто они наклонены под углом 40° ниже горизонта. В то время как листочки опускаются, черешки у этого вида поднимаются вверх, — в двух случаях, когда было произведено измерение углов, — до 23°. Листочки *L. sub-carnosus* и *arboreus*, которые днем находятся в горизонтальном положении, ночью опускаются приблизительно таким же способом,— у первого на 38°, а у последнего на 36° ниже горизонта. Однако их черешки заметно не двигались. Тем не менее, вполне возможно, как мы сейчас увидим, что если бы наблюдения производились во все времена года над большим числом растений трех предыдущих видов и нескольких описанных далее, то оказалось бы, что некоторые листья засыпают различным образом.

У двух следующих видов листочки ночью не опускаются, а поднимаются. У *L. Hartwegii* некоторые листочки стояли в среднем на 36° выше горизонта, а ночью на 51°, образуя, таким образом, в целом полый конус с умеренно наклонными сторонами. Ночью черешок одного листа поднялся на 14°, а другого на

11°. У *L. luteus* один листочек поднимался над горизонтом от 47° в полдень до 65° ночью, а другой на ином листе от 45 до 69°. Черешки, однако, ночью слегка опускаются, а именно, в трех случаях на 2°, на 6° и на 9°30′. Вследствие этого движения черешков все листочки могут расположиться симметрически только в том случае, если наружные и более длинные изогнутся вниз несколько сильнее, чем более короткие внутренние. Сейчас мы увидим, что некоторые листья одних и тех же экземпляров *L. luteus* спят весьма различным образом.

Рассмотрим теперь замечательное положение, принимаемое спящими листьями некоторых видов Lupinus. На одном и том же листе более короткие листочки, обращенные обыкновенно к оси растения, ночью опускаются, между тем как более длинные на противоположной стороне листа поднимаются. Промежуточные и боковые листочки только поворачиваются около своих осей. Существует, однако, некоторая изменчивость в отношении того, какие листочки поднимаются или опускаются. Как и следовало ожидать при таких разнообразных несложных движениях, основание каждого листочка развито (по крайней мере, у *L. luteus*) в подушечку. В результате, все листочки одного и того же листа ночью более или менее высоко приподняты, или даже стоят совсем вертикально, образуя в этом последнем случае вертикальную звезду. Это наблюдается у листьев одного вида, приобретенного под названием *L. pubescens*. На прилагаемых рисунках в А (рис. 138) мы видим листья в их дневном положении; в В то же растение изображено ночью, причем у двух верхних листьев листочки стоят почти вертикально. В С показан другой лист, видимый сбоку, причем его листочки стоят совершенно вертикально. Вертикальные звезды образуются ночью преимущественно или даже исключительно наиболее молодыми листьями. Однако в положении листьев ночью на одном и том же растении наблюдается большое разнообразие. У одних листочки остаются почти горизонтальными, другие образуют более или менее высоко приподнятые или вертикальные звезды, у некоторых же *все* их листочки опускаются вниз, как в нашей первой группе движений. Замечателен также факт, что хотя все растения, выращенные из одной и той же порции семян, по виду были одинаковы, все же у некоторых индивидуумов все листочки их листьев ночью располагались таким образом, что получались более или менее высоко приподнятые звезды; другие наклоняли все свои листочки вниз, никогда не образуя звезды; наконец, третьи или сохраняли горизонтальное положение листочков, или же поднимали их немного вверх.

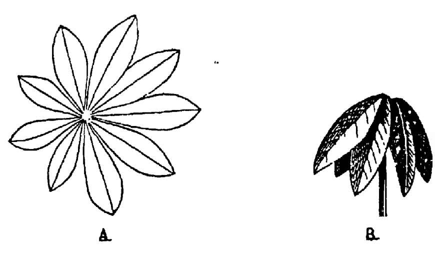


Рис. 137. *Lupinus pilosus*
А — вид листа прямо сверху в дневное время; В — спящий лист сбоку ночью.

До сих пор мы говорили о различном ночном положении только листочков *L. pubescens*. Однако и черешки точно так же различаются по характеру своих движений. Черешок одного молодого листа, образовавшего ночью высоко приподнятую звезду, стоял в полдень на 42° выше горизонта, а в течение ночи на 72°, поднявшись, таким образом, на 30°. Черешок другого листа, листочки которого занимали ночью аналогичное положение, поднялся только на 6°. С другой стороны, черешок листа, все листочки которого ночью были наклонены вниз, опустился в то же время на 4°. Позже производились наблюдения над черешками двух довольно старых листьев. Оба они стояли в течение дня в точ-

ности под одним и тем же углом, а именно на 50° выше горизонта, ночью же один из них поднимался на 7—8°, другой же опускался на 3—4°.

Случаи, аналогичные тому, что наблюдалось у *L. pubescens*, мы встречали также и у некоторых других видов. У одного и того же растения *L. mutabilis* некоторые листья, расположенные в течение дня горизонтально, образовывали ночью высоко приподнятые звезды, причем черешок одного из них поднимался на 7°. Другие же листья, точно так же находившиеся в течение дня в горизонтальном положении, опускали ночью все свои листочки на 46° ниже гори-

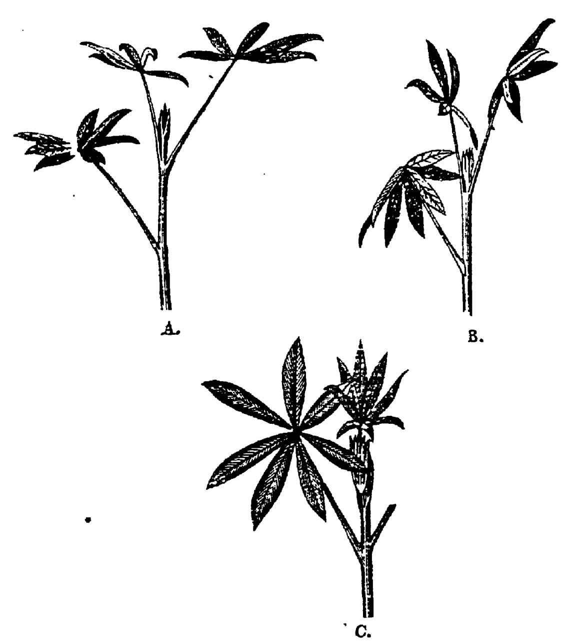


Рис. 138. *Lupinus pubescens*

А — вид листа сбоку в течение дня; В — тот же лист ночью; С — другой лист с листочками, образующими ночью вертикальную звезду. Рисунки уменьшены.

зонта, но черешки их едва двигались. Далее, *L. luteus* представлял еще более замечательный случай, ибо на двух листьях листочки, стоявшие в полдень приблизительно на 45° выше горизонта, ночью поднимались до 65 и 69°, образуя таким образом полный конус с крутыми стенками. На том же растении четыре листа, листочки которых в полдень занимали горизонтальное положение, ночью образовали вертикальные звезды. Другие же три листа, в полдень расположенные одинаково горизонтально, ночью опускали все свои листочки вниз. Таким образом, листья одного и того же растения ночью принимали три различных положения. Хотя мы и не можем объяснить этот факт, все же мы видим, что одно такое растение может дать начало видам, обнаруживающим самые различные никтитропические движения.[67]

Нам не много остается сказать о сне видов *Lupinus*. Некоторые из них, а именно, *L. polyphyllus*, *nanus*, *Menziesii*, *speciosus* и *albifrons*, не изменяли ночью своего положения в степени, достаточной для того, чтобы назвать их спящими, хотя наблюдения над ними производились и на открытом воздухе, и в

теплице. Из наблюдений, сделанных на двух спящих видах, можно, повидимому, заключить, что у них, как и у *Tropaeolum majus*, листья должны быть хорошо освещены днем, чтобы они могли спать ночью. Ибо несколько растений, находившихся целый день в комнате с северо-восточными окнами, ночью не засыпали; однако, когда на следующий день горшки были вынесены на открытый воздух, а на ночь внесены в комнату, они заснули обычным образом. Опыт был повторен и в течение следующих дня и ночи, причем он дал такой же результат.

Несколько наблюдений было произведено над круговой нутацией листьев *L. luteus* и *arboreus*. Достаточно упомянуть, что листочки последнего в течение 24 часов произвели двойное колебание. Начиная с раннего утра до 10 часов 15 минут утра они опускались, затем поднимались и делали большие зигзаги до 4 часов дня, после чего началось большое ночное опускание. К 8 часам утра следующего дня листочки поднялись на обычную для них высоту. В четвертой главе мы видели, что листья *Lupinus speciosus*, которые не спят, нутируют по кругу очень сильно, описывая в течение дня много эллипсов.

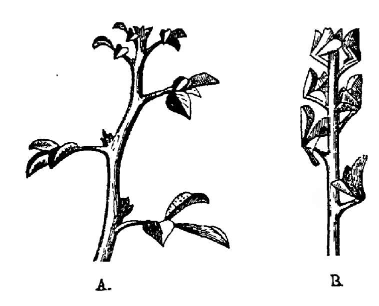


Рис. 139. *Medicago marina*
А — листья в течение дня; В — спящие листья ночью.

Cytisus (подсемейство 2), *Trigonella* и *Medicago* (подсемейство 3). — Над этими тремя родами было произведено лишь несколько наблюдений. Черешки молодого растения *Cytisus fragrans*, имевшего около фута в высоту, поднимались ночью в одном случае на 23°, а в другом на 33°. Три листочка также поднимались вверх, и в то же время приближались один к другому, так что основание среднего листочка закрывало основания двух боковых. Они изгибаются вверх так сильно, что прижимаются к стеблю, и если смотреть на одно из таких молодых растений прямо сверху, то видны нижние поверхности листочков. Таким образом, в согласии с общим правилом, их верхние поверхности оказываются наилучше защищенными от лучеиспускания. В то время как листья на этих молодых растениях двигались таким образом, листья на старом кусте, находившемся в полном цвету, ночью не засыпали.

Trigonella Cretica по особенностям своего сна напоминает Melilotus, к описанию которого мы сейчас перейдем. По данным М. Руайе, * листья *Medicago maculata* поднимаются ночью вверх и «немного поворачиваются таким образом, что их нижняя сторона оказывается обращенной наискось к небу». Здесь приводится рисунок (рис. 139) бодрствующих и спящих листьев *M. marina*, который может служить почти точным изображением этих двух положений листьев, и у *Cytisus fragrans*.

Melilotus (подсемейство 3). — Виды этого рода засыпают замечательным способом. Три листочка каждого листа поворачиваются на 90°, так что их пластинки ночью принимают вертикальное положение, направляя к зениту один из своих боковых краев (рис. 140). Мы лучше поймем другие и более сложные движения, если представим себе, что лист всегда расположен так, что верхушка конечного его листочка обращена на север. Располагаясь ночью вертикально, листочки могут, конечно, повернуться таким образом, что их верхние поверхности будут обращены в ту или другую сторону. Однако два боковые листочка всегда поворачиваются так, что у них верхняя поверхность обнаруживает тен-

* «Annales des Sc. Nat. Bot.», (5 série), IX, 1868, p. 368.

денцию повернуться на север; но так как они одновременно двигаются к конечному листочку, то верхняя поверхность у одного будет обращена примерно на NNW, а у другого на NNE. Конечный листочек ведет себя иначе, ибо он может повернуться и в ту и в другую сторону, причем верхняя поверхность его может быть обращена либо на восток, либо на запад, но чаще она обращается на запад, а не на восток. Конечный листочек двигается еще и иным более замечательным способом, а именно, в то время как его пластинка поворачивается и принимает вертикальное положение, весь листочек изгибается в одну сторону, и притом неизменно в ту, к которой направлена верхняя поверхность. Следовательно, если эта поверхность обращена к западу, то и весь листочек изгибается на запад, пока не придет в соприкосновение с верхней вертикальной поверхностью западного бокового листочка. Таким образом, верхняя поверхность конечного и одного из двух боковых листочков оказывается хорошо защищенной.

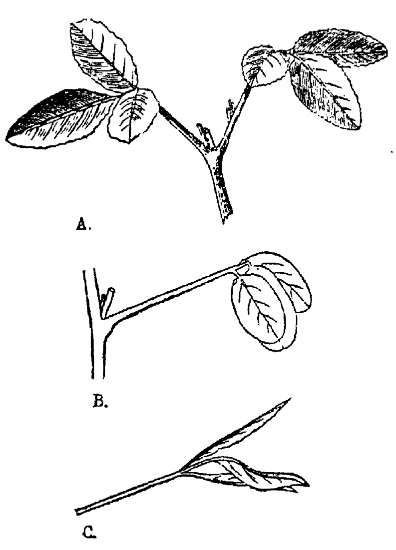


Рис. 140. *Melilotus officinalis*

А — лист в дневное время; В — другой лист во время сна. С — спящий лист, вид сверху; однако в этом случае конечному листочку не удалось притти в такое тесное соприкосновение с боковым, как обычно.

Тот факт, что конечный листочек поворачивается безразлично в ту или другую сторону, а затем в ту же самую сторону и изгибается, казался нам настолько замечательным, что у нас возникло желание открыть причину этого явления. Мы предположили, что вначале это движение могло быть обусловлено тем, что одна из двух половинок листочка была несколько тяжелее другой. Поэтому к одной стороне нескольких листочков были приклеены кусочки дерева; однако это не оказало никакого действия, и листочки продолжали изгибаться в том же направлении, что и прежде. Чтобы выяснить, поворачиваются ли одни и те же листочки постоянно в одном и том же направлении, мы привязали черные ниточки к 20 листьям, конечные листочки которых поворачивались так, что их верхние поверхности обращались на запад, и 14 белых ниточек к листочкам, которые поворачивались на восток. Наблюдения велись в течение 14 дней, причем все листочки, за одним единственным исключением, продолжали поворачиваться и изгибаться в том же самом направлении. Только один листочек, который первоначально был обращен на восток, через 9 дней оказался обращенным на запад. Все движения, как поворачивания, так и изгибания, совершаются при помощи подушечек черешков второго порядка.

Мы полагаем, что листочки, особенно два боковые, производя описанные выше сложные движения, обыкновенно изгибаются немного вниз. Однако у нас нет уверенности в этом, ибо, что касается главного черешка, то его ночное движение в значительной степени обусловлено положением, которое лист занимал в течение дня. Так, в одном случае главный черешок поднимался ночью на 59°, тогда как три других поднимались только на 7° и 9°. Как мы сейчас увидим, главные черешки и черешки листочков в течение целых суток непрерывно нутируют по кругу.

Листья следующих 15 видов, *M. officinalis*, *suaveolens*, *parviflora*, *alba*, *infesta*, *dentata*, *gracilis*, *sulcata*, *elegans*, *coerulea*, *petitpierreana*, *macrorrhiza*, *Italica*, *secundiflora* и *Taurica*, спят приблизительно так же, как только что описано. Однако изгибание конечного листочка в одну сторону может и не происходить, если растения недостаточно сильно растут. У *M. petitpierreana* и *secundiflora* редко можно наблюдать изгибание конечного листочка в одну сторону. У молодых растений *M. Italica* он изгибался обычным образом, но у старых растений в полном цвету, находившихся в том же горшке и подвергавшихся наблюдениям в то же время, а именно в 8 часов 30 минут утра, ни один из конечных листочков у нескольких десятков листьев не изогнулся в одну сторону, хотя они стояли вертикально, и ни один из двух боковых листочков, хотя и они находились в вертикальном положении, не двигался в направлении к конечному. В 10 часов 30 минут вечера, а также через час после полуночи, конечные листочки очень незначительно изогнулись в одну сторону, а боковые листочки чуть-чуть передвинулись в направлении к конечному, так что даже в этот последний час положение листочков было далеко от обычного. Далее, у *M. Taurica* никогда нельзя было видеть, чтобы конечные листочки изгибались к одному из двух боковых, хотя последние, становясь вертикальными, изгибались в направлении к конечному. Черешок конечного листочка имеет у этого вида необычную длину, и если бы листочек изгибался в одну сторону, то его верхняя поверхность могла бы притти в соприкосновение только с верхушкой одного из боковых листочков. Быть может, в этом и заключается значение потери бокового движения.

Семядоли ночью не спят. Первый лист состоит из одного единственного круглого листочка, который поворачивается ночью таким образом, что пластинка располагается вертикально. Замечателен тот факт, что у *M. Taurica* и в несколько меньшей степени у *M. macrorrhiza* и *petitpierreana* многочисленные маленькие молодые листья, развившиеся ранней весной в теплице на побегах нескольких срезанных растений, спали совсем иначе, чем нормальные листья, а именно, три листочка не поворачивались около собственных осей и не направляли своих боковых краев к зениту, а изгибались вверх и стояли вертикально с направленными к зениту верхушками. Таким образом, они принимали приблизительно такое же положение, как и у родственного рода Trifolium; основываясь на том же принципе, согласно которому эмбриологические признаки раскрывают пути происхождения видов в животном мире, мы можем заключить, что движения маленьких листочков у трех вышеприведенных видов Melilotus указывают, быть может, на происхождение этого рода от формы, которая была близко родственна роду Trifolium и спала подобно относящимся к нему растениям.[68] Кроме того, существует один вид, *M. messanensis*, у которого листья на вполне выросших растениях, имеющих от 2 до 3 футов в высоту, спят подобно только что упомянутым маленьким листьям и подобно листьям Trifolium. Мы были так изумлены этим случаем, что, пока не были исследованы цветы и плодики, полагали, что по ошибке вместо семян Melilotus посеяли семена какого-либо Trifolium. Поэтому представляется вероятным, что *M. messanensis* либо удержал, либо вновь приобрел первоначальную особенность.

Была зарисована круговая нутация листа *M. officinalis*, причем стебель оставался свободным. Верхушка конечного листочка между 8 часами утра и 4 часами дня описала три вытянутых в бок эллипса. После 4 часов дня лист начал поворачиваться, принимая ночное положение. Позже было установлено, что указанное выше движение состояло из слабой круговой нутации стебля, круговой нутации главного черешка, который двигался наиболее сильно, и круговой нутации черешка конечного листочка. Когда главный черешок листа был привязан к палочке у самого основания вторичного черешка конеч-

ного листочка, то между 10 часами 30 минутами утра и 2 часами дня этот листочек описал два небольших эллипса. В 7 часов 15 минут вечера, после того как тот же листочек и еще один повернулись и приняли свое вертикальное ночное положение, они начали медленно подниматься, и это продолжалось до 10 часов 35 минут вечера, после чего наблюдения были прекращены.

Так как у *M. messanensis* движения сна ненормальны и не похожи на сон других видов этого рода, то в течение двух дней зарисовывалась круговая нутация конечного листочка, причем стебель был привязан. Каждое утро, приблизительно до полудня, листочек опускался, а затем начинал очень медленно подниматься. Но в первый день между 1 и 2 часами пополудни подъем был прерван образованием вытянутого в сторону эллипса, а на второй день, в то же самое время, двумя небольшими эллипсами. Затем подъем снова начался и особенно быстро происходил поздно вечером, когда листочек начал готовиться ко сну. Пробуждение, или же нисходящее движение, в оба утра начиналось уже к 6 часам 45 минутам.

Trifolium (подсемейство 3). — Наблюдения велись над никтитропическими движениями 11 видов, которые оказались весьма сходными в этом отношении. Если выбрать лист *Trifolium repens* с вертикальным черешком и с тремя горизонтально распростертыми листочками, то вечером можно видеть, как два боковые листочка поворачиваются и приближаются один к другому, пока их верхние поверхности не придут в соприкосновение. Одновременно они опускаются вниз в плоскости, пересекающей под прямым углом плоскость, в которой они находились прежде, до тех пор, пока их средние жилки не образуют с верхней частью черешка угол приблизительно в 45°. Это своеобразное изменение положения требует значительного закручивания подушечек. Конечный листочек только поднимается вверх без какого-либо вращения и перегибается до тех пор, пока не начинает упираться в края теперь расположенных вертикально и соединенных боковых листочков и не образует над ними род крыши. Таким образом, конечный листочек всегда передвигается, по крайней мере, на 90°, обычно на 130° или 140° и нередко, как это часто наблюдалось у *T. subterraneum*, на 180°. В этом последнем случае конечный листочек расположен ночью горизонтально (как на рис. 141), причем его нижняя поверхность полностью обращена к зениту. Кроме различия в углах, под которыми конечные листочки стоят ночью у индивидуумов одного и того же вида, часто неодинакова бывает и степень сближения боковых листочков.

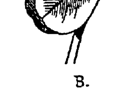



Рис. 141. *Trifolium repens*
A—лист в течение дня; B — спящий лист ночью.

Мы видели, что семядоли некоторых видов ночью поднимаются вертикально вверх, у других же видов этого не наблюдается. Первый настоящий лист обыкновенно состоит из одного округлого листочка. Он всегда поднимается и ночью либо направлен вертикально вверх, либо чаще немного перегибается, выставляя свою нижнюю поверхность под острым углом к зениту, точно так же, как это делает конечный листочек зрелого листа. Однако он не поворачивается подобно соответствующему ему первому простому листу Melilotus. У *T. pannonicum* первый настоящий лист обыкновенно состоит из одного листочка, но иногда бывает и трехраздельным, или же частично лопастным, или же, наконец, представляет собою промежуточную форму.

Круговая нутация. — В 1863 г. Сакс* описал произвольные восходящие и нисходящие движения листочков *T. incarnatum*, происходящие у расте-

* «Flora», 1863, S. 497.

ний, которые находятся в темноте. Пфеффер произвел много наблюдений над такими же движениями у *T. pratense.* * На основании наблюдений в различное время дня он указывает, что конечный листочек этого вида перемещался в течение $1^1/_2$—4 часов на 30—120°. Мы наблюдали движения *T. subterraneum*, *resupinatum* и *repens*.

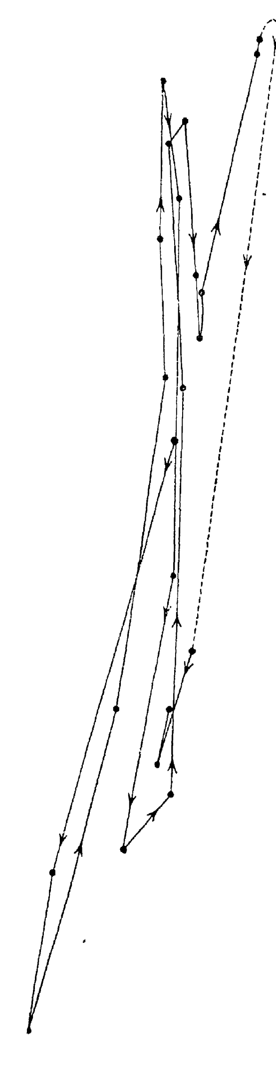


Рис. 142. *Trifolium subterraneum*

Круговая нутация и никтитропическое движение конечного листочка (0,68 дюйма длиною); зарисовывались от 6 часов 45 минут утра 4 июля до 9 часов 15 минут утра 5-го. Верхушка листа находилась в $3^7/_8$ дюйма от вертикальной стеклянной пластинки, и движение, увеличенное в $5^1/_4$ раз, на приведенном здесь рисунке уменьшено до половины первоначальной величины. Растение освещалось сверху. Темп. 16—17° С.

Trifolium subterraneum. — Черешок был привязан у самого основания трех листочков и, как показывает рисунок 142, движение конечного листочка зарисовывалось в течение $26^1/_2$ часов.

Между 6 часами 45 минутами утра и 6 часами вечера верхушка двигалась 3 раза вверх и 3 раза вниз, завершив в течение 11 часов 15 минут 3 эллипса. Восходящие и нисходящие линии находились ближе одна к другой, чем обычно у большинства растений, но все же наблюдалось некоторое боковое движение. В 6 часов вечера начался большой ночной подъем, и на следующее утро опускание листочка продолжалось до 8 часов 30 минут утра, а затем он нутировал по кругу, как было только что описано. На рисунке большой ночной подъем и утреннее опускание из-за недостатка места сильно сокращены и представлены только короткою кривою линией. Когда листочек был расположен горизонтально, он находился немного ниже точки, лежащей в середине диаграммы, так что в течение дня он колебался, удаляясь почти одинаково вверх и вниз от своего горизонтального положения. В 8 часов 30 минут утра он стоял на 48° ниже горизонта, но к 11 часам 30 минутам утра поднялся на 50° выше горизонта, передвинувшись таким образом на 98° за 3 часа. При помощи чертежа мы установили, что расстояние, пройденное кончиком этого листочка за 3 часа, равнялось 1,03 дюйма. Если мы посмотрим на рисунок и продолжим мысленно вверх короткую кривую прерывистую линию, которая представляет собою ночной путь, то мы увидим, что это последнее движение является только увеличением, или удлинением, одного из дневных эллипсов. Над тем же листочком наблюдения велись и накануне, причем пройденный тогда путь был почти идентичен с описанным здесь.

Trifolium resupinatum.—Оставленное совершенно свободным растение было помещено перед северо-восточным окном в таком положении, что конечный листочек находился под прямым углом к источнику света. Весь день небо было равномерно покрыто облаками. Движения этого листочка зарисовывались в течение двух дней, и в оба эти дня они были весьма сходны. Движения, зарисованные на

* «Die period. Bewegungen», 1875, S. 35, 52.

второй день, показаны на рис. 143. Косое направление некоторых линий отчасти обусловлено способом наблюдений над листом, а отчасти его движением к свету. От 7 часов 50 минут до 8 часов 40 минут утра листочек опускался, т. е. продолжалось движение его пробуждения. Затем он поднимался и двигался немного в сторону по направлению к свету. В 12 часов 30 минут он двигался назад и в 2 часа 30 минут снова начал свой первоначальный путь, завершив таким образом в течение середины дня небольшой эллипс. Вечером он быстро поднимался и к 8 часам следующего утра возвратился в точности на то же место, где был предыдущим утром. Линию, представляющую ночной путь, следовало бы протянуть много выше, здесь же она сокращена до короткой кривой прерывистой линии. Таким образом, конечный листочек этого вида описал в течение дня всего один дополнительный эллипс вместо двух дополнительных в опыте с *T. subterraneum*. Но мы должны помнить, как было показано в четвертой главе, что стебель нутирует по кругу, так же, как, несомненно, нутируют по кругу главный черешок и черешки листочков. Таким образом, движение, представленное на рис. 143, является сложным. Мы пытались наблюдать движения листа, помещенного днем в темноту; однако через 2 часа 15 минут он начал засыпать и через 4 часа 30 минут был в состоянии ясно выраженного сна.

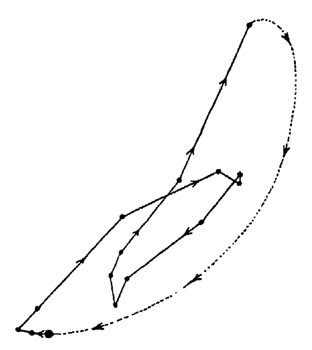


Рис. 143. *Trifolium resupinatum*

Круговая нутация и никтитропические движения конечного листочка в течение 24 часов.

Trifolium repens. — Стебель был привязан у самого основания одного умеренно старого листа, и в течение двух дней производились наблюдения над движением конечного листочка. Этот случай интересен единственно простотою движений, составляющих контраст с движениями двух предыдущих видов. В первый день листочек опускался между 8 часами утра и 3 часами дня, а на второй — между 7 часами утра и 1 часом дня. В оба дня нисходящий путь был несколько зигзагообразным, что, очевидно, соответствовало круговому нутационному движению двух предыдущих видов в течение середины дня. После 1 часа дня 1 октября (рис. 144) листочек начал подниматься, однако движение это и в первый, и во второй день происходило медленно, как до этого часа, так и после него, до 4 часов дня. Затем начался быстрый вечерний и ночной подъем. Таким образом, у этого вида путь, пройденный в течение 24 часов, состоит из одного большого эллипса; у *T. resupinatum* он состоит из двух эллипсов, из которых один включает в себя ночное движение и сильно удлинен, а у *T. subterraneum* — из трех эллипсов, из которых ночной эллипс точно так же отличается большою длиной.

Securigera coronilla (подсемейство 3). — Листочки, расположенные супротивно и многочисленные, ночью поднимаются вверх, приходят в тесное соприкосновение и отклоняются назад под небольшим углом к основанию черешка.

Lotus (подсемейство 4). — Наблюдения над никтитропическими движениями производились у 10 видов, и эти движения оказались совершенно одинаковыми. Главный черешок ночью немного поднимается, три же листочка поднимаются до тех пор, пока не станут вертикально, причем одновременно они приближаются один к другому. Это было заметно у *L. Jacobaeus*, листочки которого почти линейны. У большинства видов листочки поднимаются так сильно, что прижимаются к стеблю; нередко они наклоняются немного внутрь, причем их нижние поверхности оказываются обращенными наискось к зениту. Это было

ясно выражено у *L. major*, так как его черешки необычайно длинны, что дает листочкам возможность изгибаться дальше внутрь. Молодые листья на верхушках стеблей смыкаются ночью так сильно, что часто напоминают большие почки. Похожие на прилистники листочки, достигающие часто большой величины, поднимаются подобно другим листочкам и прижимаются к стеблю (рис. 145). Все листочки *L. Gebelii* и, вероятно, других видов снабжены при своих основаниях ясными подушечками желтоватого цвета, состоящими из очень маленьких клеточек. Круговая нутация конечного листочка *L. peregrinus* (с привязанным стеблем) зарисовывалась в течение двух дней, но движение отличалось такою простотой, что приводить здесь рисунок не стоит. Листочек медленно опускался с раннего утра приблизительно до 1 часа дня. Затем он подымался сначала медленно, но поздно вечером быстро. Иногда он около 20 минут в течение дня стоял неподвижно, а иногда делал небольшие зигзаги. Движение одного из базальных, похожих на прилистники, листочков зарисовывалось одновременно таким же способом, и пройденный им путь был очень похож на путь конечного листочка.

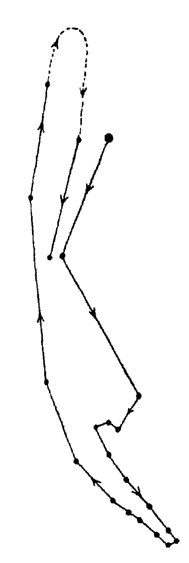


Рис. 144. *Trifolium repens*

Круговая нутация и никтитропические движения почти вполне развившегося конечного листочка; зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке от 7 часов утра 30 сентября до 8 часов утра 1 октября. Путь, пройденный ночью и представленный кривой прерывистой линией, сильно укорочен.

В 5-м подсемействе Бентама и Гукера мы и другие авторы наблюдали движения сна у видов, относящихся к 12 родам, но только над Robinia наблюдения были произведены более или менее тщательно. *Psoralea acaulis* поднимает ночью свои три листочка; между тем, *Amorpha fruticosa**, *Dalea alopecuroides* и *Indigofera tinctoria* их опускают. Дюшартр** указывает, что *Tephrosia caribaea* представляет единственный пример «folioles couchées le long du pétiole et vers la base» [«листочков, ложащихся вдоль черешка и в направлении к основанию»]. Однако аналогичное движение, как мы уже видели и увидим еще, происходит и в других случаях. *Wistaria Sinensis*, согласно Руайе,*** «abaisse les folioles qui par une disposition bizarre sont inclinées dans la même feuille, les supérieures vers le sommet, les inférieures vers la base du petiole commun» [«опускает свои листочки, которые странным образом у одного и того же листа наклоняются неодинаково: верхние к верхушке, а нижние к основанию общего черешка»]; однако листочки молодого растения, которое мы наблюдали в теплице ночью, только опускаются вертикально вниз. У *Sphoerophysa salsola*, *Colutea arborea* и *Astragalus uliginosis* листочки поднимаются, но, как указывает Линней, они опускаются у Glyzyrrhiza. Листочки *Robinia pseudoacacia* точно так же опускаются ночью вертикально вниз, однако черешки немного поднимаются, а именно, в одном случае на 3° и в другом на 4°. Круговые нутационные движения конечного листочка у одного довольно старого листа зарисовывались в течение двух дней и отличались простотою. Листочек опускался, делая небольшие зигзаги, от 8 часов утра до 5 часов вечера медленно, а затем более быстро. К 7 часам следующего утра он поднялся до своего дневного положения. В движении замечалась всего одна особенность, а именно, что в оба дня между 8 часами 30 минутами и 10 часами утра наблюдалось ясное, хотя и

* Duchartre, «Eléments de Botanique», 1867, p. 349.
** Ibid., p. 367.
*** «Ann. des Sciences Nat. Bot.» (5 série), IX, 1868.

небольшое колебание вверх и вниз, которое, вероятно, было бы выражено еще более сильно, если бы лист был моложе.

Coronilla rosea (подсемейство 6). — Листья несут 9 или 10 пар супротивных листочков, которые днем стоят горизонтально, причем средние жилки их образуют с черешком прямые углы. Ночью они поднимаются вверх, так что расположенные один против другого листочки почти соприкасаются, а у более молодых листьев приходят в тесный контакт. В то же время они изгибаются назад, к основанию черешка, пока их средние жилки не образуют с черешком в вертикальной плоскости углы от 40 до 50°, как показано на рисунке (рис. 146). Однако иногда листочки изгибаются назад так сильно, что их средние жилки становятся параллельными черешку и лежат на нем. Таким образом, они принимают положение, обратное тому, которое наблюдается у некоторых Leguminosae, например у *Mimosa pudica*. Однако, так как они отстоят один от другого на большое расстояние, то не могут даже и приблизительно прикрывать друг друга в такой степени, как у этого последнего растения. Главный черешок в течение дня изгибается немного вниз, однако ночью он выпрямляется. В трех случаях он поднимался над горизонтом от 3° в полдень до 9° в 10 часов вечера, от 11 до 33° и от 5 до 33°, так что пройденный им угол в этом последнем случае достигал 28°. У нескольких других видов Coronilla листочки обнаруживали только слабые движения этого рода.

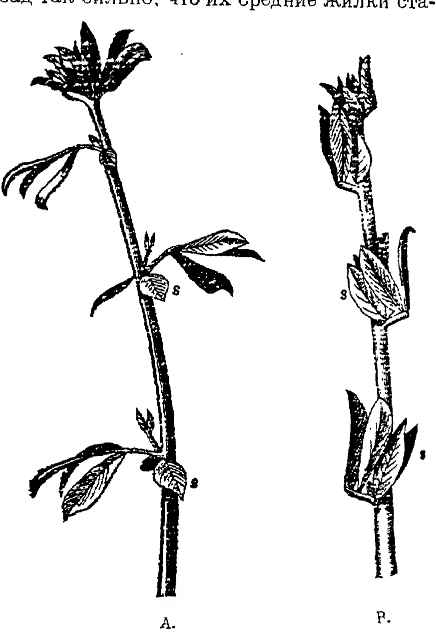


Рис. 145. *Lotus Creticus*

А — стебель с листьями, бодрствующими в течение дня; В — с листьями, спящими ночью. *ss* — прилистникоподобные листочки.

Hedisarum coronarium (подсемейство 6). — Маленькие боковые листочки у растений, растущих на открытом воздухе, поднимались ночью вертикально вверх, однако большой конечный листочек наклонялся лишь незначительно. Черешки, повидимому, не наклоняются вовсе.

Smithia Pfundii (подсемейство 6). — Листочки поднимаются вертикально вверх, причем значительно поднимается также и главный черешок.

Arachis hypogaea (подсемейство 6). — Форма листа, с двумя парами листочков, показана в А (рис. 147). Спящий же лист, зарисованный с фотографии (сделанной при помощи алюминиевого света), приведен в В. Два конечные листочка поворачиваются ночью около своих осей, пока их пластинки не расположатся вертикально, и приближаются один к другому, пока не встретятся, причем одновременно они движутся немного вверх и назад. Два боковые листочка встречаются друг с другом таким же образом, однако они перемещаются на большее расстояние вперед, т. е. в направлении, обратном тому, в котором движутся два конечных листочка, и частично обхватывают эти последние. Таким образом, все четыре листочка вместе образуют один пучок, причем края их направлены к зениту, а нижние поверхности обращены наружу. У одного растения, не отличавшегося сильным ростом, сложенные листочки ка-

зались слишком тяжелыми для того, чтобы черешки могли поддерживать их в вертикальном положении, так что главный черешок каждую ночь закручивался, и все сложенные вместе листочки располагались горизонтально, вследствие чего нижние поверхности их с одной стороны самым ненормальным образом обращались к зениту. Этот факт упоминается только для предостережения, так как он сильно нас удивлял, пока мы не открыли, что имеем дело с аномалией. В течение дня черешки были направлены вверх, однако ночью они опускались настолько, что стояли почти под прямым углом к стеблю. Опускание было измерено всего один раз и оказалось равным 39°. Один черешок был привязан к палочке у основания двух конечных листочков, и круговое нутационное движение одного из них зарисовывалось от 6 часов 40 минут утра до 10 часов 40 минут вечера, причем растение освещалось сверху. Температура была 17—17$^1/_2$°C, довольно, следовательно, низкая. В течение 16 часов листочек трижды двигался вверх и трижды вниз, а так как восходящие и нисходящие линии не совпадали, то были описаны три эллипса.

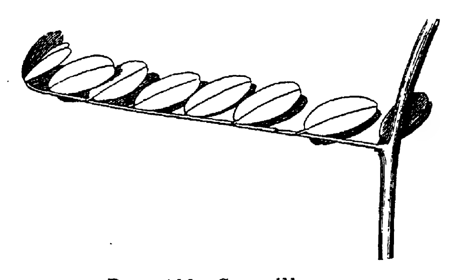


Рис. 146. *Coronilla rosea*
Спящий лист.

Desmodium gyrans (подсемейство 6).— Один большой и вполне взрослый лист этого растения, столь знаменитого произвольными движениями двух маленьких боковых листочков, изображен здесь на рис. 148. Большой конечный листочек спит, опускаясь вертикально вниз, между тем как черешок поднимается вверх. Семядоли не спят, однако первый сформировавшийся лист спит так же хорошо, как и более старые. Внешний вид одной спящей веточки, а также вид веточки днем, срисованные с двух фотографий, представлены в А и В (рис. 149). Мы видим, как ночью листья вследствие подъема черешков собираются вместе, как бы для взаимной защиты. Черешки более молодых листьев у верхушек побегов ночью поднимаются вверх настолько, что стоят вертикально и параллельно стеблю. Между тем, по бокам побега, как было найдено в четырех случаях, черешки поднимались соответственно на 46$^1/_2$, 36, 20 и 19,5° выше тех наклонных положений, которые они занимали в течение дня. Например, в первом из этих четырех случаев черешок стоял днем на 23°, а ночью на 69$^1/_2$° выше горизонта. Вечером черешки почти заканчивают свой подъем к тому моменту, когда листочки опустятся отвесно вниз.

Круговая нутация. — Круговые нутационные движения четырех побегов наблюдались в течение 5 часов 15 минут. За это время каждый из них описал небольшую овальную фигуру. Главный черешок также быстро нутирует по кругу, ибо в течение 31 минуты (темп. 91°F [32,7°C]) он шесть раз менял свой путь под прямым углом и описал фигуру, представляющую собою, повидимому, два эллипса. Движение конечного листочка при помощи его черешка или подушечки происходит так же или даже более быстро, чем движение главного черешка, и имеет много бóльшую амплитуду. Пфеффер наблюдал,* как эти листочки перемещаются на угол в 8° в течение промежутка времени от 10 до 30 секунд. Над изящным, почти вполне взрослым листом молодого растения, имевшего 9 дюймов в высоту, стебель которого был привязан у основания листа к палочке, наблюдения велись от 8 часов 30 минут утра 22 июня до 8 часов

* «Die period. Beweg.», S. 35.

утра 24 июня. На диаграмме (рис. 150) две прерывистые кривые линии внизу, представляющие ночное движение, должны быть продолжены далеко вниз. В первый день листочек трижды двигался вниз и трижды вверх, и на значительное расстояние в сторону. Кроме того, путь был замечательным образом искривлен. Метки обыкновенно ставились каждый час. Если бы они делались через каждые несколько минут, то все линии были бы чрезвычайно зигзагообразны и местами образовали бы петли. Мы можем сделать такое заключение на том основании, что между 12 часами 34 минутами и 1 часом 5 минутами дня, в течение 31 минуты, было поставлено 5 точек, и мы видим, насколько искривленным оказался пройденный путь в верхней части диаграммы. Если бы были соединены только первая и последняя точки, то мы имели бы прямую линию. То же самое можно наблюдать на линиях, представляющих движение между 2 часами 24 минутами и 3 часами дня, когда было сделано шесть промежуточных меток, а также в 4 часа 46 минут и в 4 часа 50 минут. Однако

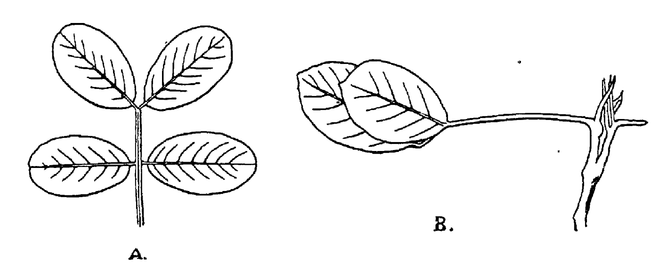


Рис. 147. *Arachis hypogaea*

А — лист в течение дня, вид прямо сверху; В — спящий лист срисованный с фотографии; вид сбоку. Рисунки сильно уменьшены.

совершенно иной результат получился после 6 часов вечера, т. е. после того, как начался большой ночной подъем. А именно, хотя в течение 32 минут было поставлено девять точек, все же, когда они были соединены (см. рис. 150), то образовалась почти прямая линия. Следовательно, листочки, начиная в послеполуденное время опускаться, делают зигзаги; однако, как только опускание становится быстрым, вся их энергия тратится на это движение, и путь становится прямолинейным. После того как листочки совсем заснут, они движутся очень незначительно или же не движутся вовсе.

Если бы упомянутое выше растение находилось при температуре более высокой, чем 67—70°F [19,5—21°C], то движения конечного листочка происходили бы, вероятно, быстрее и с бóльшим размахом, чем показано на диаграмме. У одного растения, которое находилось некоторое время в теплице при 92—93°F [33,3—33,8°C], верхушка листочка в течение 34 минут дважды опустилась и один раз поднялась, пройдя 1,2 дюйма в вертикальном направлении и 0,82 дюйма в горизонтальном. Двигаясь таким образом, листочек в то же время вращался вокруг собственной оси (этому обстоятельству до сих пор не уделяли никакого внимания), ибо плоскость пластинки в течение всего нескольких минут изменила свое положение на 41°. Иногда на короткое время листочек оставался в покое. Толчкообразных движений, столь характерных для маленьких боковых листочков, не было. Внезапное и значительное падение температуры заставляет конечный листочек опускаться вниз. Так, один срезанный листочек был погружен в воду при температуре 95°F [35°C], которая медленно поднялась до 103°F [39,4°C], а затем упала до 70°F [21°C]; после этого черешок конечного листочка изогнулся вниз. Затем вода была нагрета до 120°F [49°C], и черешок выпрямился. Подобные опыты с листьями в воде были повторены

дважды, приблизительно с тем же результатом. Следует прибавить, что вода, нагретая даже до 122°F [50°C], не скоро убивает лист. Одно растение было помещено в темноту в 8 часов 37 минут утра, и в 2 часа дня (т. е. через 5 часов 23 минуты) листочки, хотя и опустились значительно, все еще не приняли своего ночного отвесного положения. С другой стороны, Пфеффер указывает, * что в его опытах это происходило в течение промежутка времени от $^3/_4$ часа до 2 часов. Быть может, различие в наших результатах обусловлено тем, что растение, над которым мы ставили опыты, было очень молодым и сильным проростком.

Движения маленьких боковых листочков. — Эти движения описывались так часто, что мы, указывая некоторые новые факты и выводы, постараемся быть возможно более краткими. Листочки иногда быстро меняют свое положение почти на 180°, и тогда можно видеть, как их черешки сильно изгибаются. Они вращаются вокруг своих собственных осей, так что их верхние поверхности оказываются направленными во все стороны горизонта. Фигура, описываемая верхушкой, представляет собою неправильный овал или эллипс. Иногда листочки остаются некоторое время на месте. В этих нескольких отношениях между их движениями и более медленными движениями крупного конечного листочка, совершающего свои большие колебания, никакого различия нет, за исключением быстроты и размера проходимого пути. Как хорошо известно, движения маленьких листочков сильно зависят от температуры. Это ясно обнаружилось при погружении листьев с неподвижными листочками в холодную воду, которая была медленно нагрета до 103°F [39,5°C]; после этого листочки быстро задвигались и описали в течение 40 минут около дюжины маленьких неправильных кругов. За это время вода сильно охладилась, и движения сделались более медленными или почти прекратились; тогда вода была нагрета до 100°F [37,8°C], и листочки снова начали двигаться быстро. В другом случае пучок нежных листьев был погружен в воду при 53°F [11,6°C], и листочки, конечно, оставались неподвижными. Затем вода была нагрета до 99°F [37,2°C], и вскоре листочки начали двигаться; когда температура поднялась до 105°F [40,5°C], движения сделались еще более быстрыми, причем каждый небольшой круг или овал заканчивался в течение промежутка времени от 1 минуты 30 секунд до 1 минуты 45 секунд. Однако никаких внезапных толчков не наблюдалось, что следует, вероятно, приписать сопротивлению, оказываемому водой.

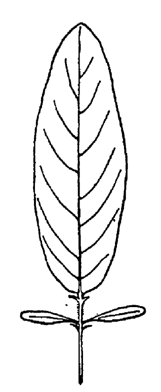


Рис. 148. *Desmodium gyrans*

Вид листа сверху; уменьшено до половины естественной величины. Крошечные прилистники необычно больших размеров.

Сакс указывает, что листочки не движутся, пока температура окружающего воздуха равна 71—72°F [21,5—22°C], и это согласуется с нашими данными, полученными на вполне или почти взрослых растениях. Однако листочки молодых проростков обнаруживают движение толчками при температурах, значительно более низких. Один проросток в течение половины дня (16 апреля) находился в комнате, в которой температура постоянно держалась на уровне 64°F [17,8°C], и один из его листочков непрерывно двигался толчками, хотя и не так быстро, как в теплице. Вечером горшок был перенесен в спальню, где температура в течение почти всей ночи была равна 62°F [16,7°C]; в 10 и 11 часов вечера и в 1 час ночи листочек еще быстро двигался толчками; в 3 часа 30 минут ночи движений толчками не было заметно, — впрочем, наблюдения

* «Die period. Beweg.», S. 39.

производились лишь в течение короткого времени. Однако листочек был теперь наклонен под значительно меньшим углом, чем в 1 час ночи. В 6 часов 30 минут утра (темп. 61°F [16°C]) его наклон оказался еще меньшим, чем прежде, и еще более он уменьшился в 6 часов 45 минут утра; к 7 часам 40 минутам утра листочек поднялся и в 8 часов 30 минут утра снова двигался толчками. Следовательно, этот листочек двигался всю ночь, причем движение его происходило толчками до 1 часа ночи (и, возможно, позже), а затем — в 8 часов 30 минут утра, хотя температура равнялась всего только 61—62°F [16—16,7°C]. Мы должны, следовательно, заключить, что боковые листочки на молодых растениях несколько отличаются по своим свойствам от листочков более взрослых растений.



Рис. 149. *Desmodium gyrans*

А — стебель в течение дня; В — стебель со спящими листьями. Рисунки уменьшены.

В обширном роде Desmodium большинство видов имеет трехраздельные листья, однако у некоторых листья состоят из одного листочка, и даже одно и то же растение может иметь листья и с одним листочком и с тремя. У большинства видов боковые листочки лишь немного меньше конечного. Поэтому боковые листочки *D. gyrans* (см. приведенный выше рис. 148) следует рассматривать как почти рудиментарные. Они являются также рудиментарными и по своей функции, если можно употребить такое выражение, так как несомненно не спят, отличаясь этим от достигших полной величины конечных листочков. Возможно, однако, что описанное выше опускание листочков между 1 часом ночи и 6 часами 45 минутами утра представляет собою сон. Хорошо известно, что листочки продолжают двигаться толчками в течение первой половины ночи. Однако мой садовник наблюдал (13 октября) одно растение в теплице между 5 и 5 часами 30 минутами утра при температуре, достигавшей 82°F [27,8°C], и нашел, что все листочки были наклонены, но он не видал никакого движения толчками до 6 часов 55 минут утра, когда конечный листочек поднялся и пробудился. Двумя днями позже (15 октября) он наблюдал то же самое растение в 4 часа 47 минут утра (температура 77°F [25°C]) и нашел, что большие конечные лис-

точки бодрствовали, хотя и не были расположены вполне горизонтально. Единственная причина, действию которой мы могли бы приписать это уклоняющееся от нормы бодрствование, заключается в том, что в течение предыдущего дня растение выдерживалось для экспериментальных целей при необычно высокой температуре. Маленькие боковые листочки в эту пору также двигались толчками, однако мы не знаем, существовала ли какая-либо связь между этим последним обстоятельством и положением конечных листочков ниже горизонта. Как бы то ни было, положительно известно, что боковые листочки не спят, как конечные. И в этом смысле о них можно сказать, что они находятся в функционально рудиментарном состоянии. В таком же состоянии находятся они и в отношении раздражимости, ибо если растение потрясти или опрыскать водою, то конечные листочки опускаются приблизительно на 45° ниже горизонта, но мы никогда не могли установить подобной реакции у боковых листочков; все же мы не можем с уверенностью утверждать, что натирание или укол подушечки не производят никакого действия.

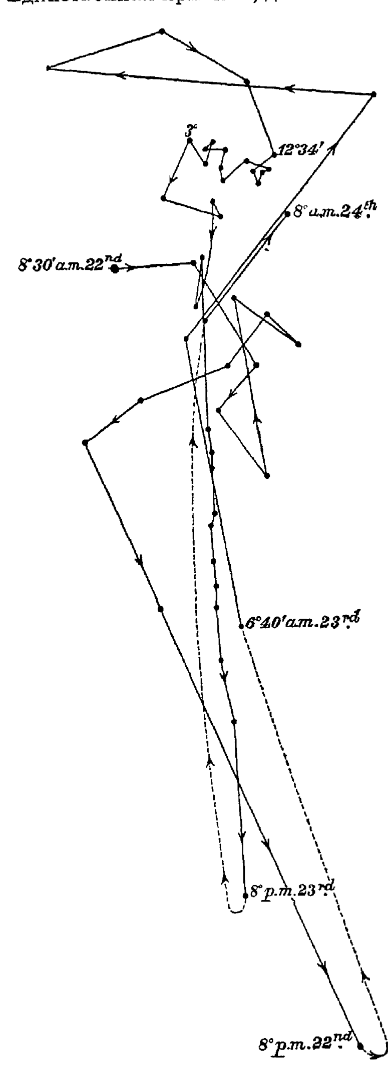


Рис. 150. *Desmodium gyrans*

Круговая нутация и никтитропическое движение листа (3¾ дюйма длиною, включая черешок) в течение 48 часов. Нить была прикреплена к средней жилке конечного листочка, его верхушка находилась в 6 дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Диаграмма уменьшена до одной трети первоначальной величины. Растение освещалось сверху. Темп. 19—20° С.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Как и у большинства рудиментарных органов, величина листочков изменчива. Они часто отступают от своего нормального положения и расположены не друг против друга. Часто один из них отсутствует. В некоторых, правда не во всех, случаях это отсутствие, повидимому, обусловлено тем, что листочек совершенно сливается с главным черешком. Об этом можно заключить из присутствия незначительного выступа вдоль его верхнего края, а также из расположения сосудистых пучков. В одном случае наблюдался след листочка у верхнего конца выступа в форме маленького острия. Частое внезапное и полное исчезновение одного или же обоих рудиментарных листочков представляет собою довольно замечательный факт. Но еще более удивительно то, что их не имеют те листья, которые развиваются на проростках первыми. Так, у одного проростка седьмой лист выше семядолей был первым, имевшим вообще какие-либо боковые листочки, да и то всего только один. У другого проростка одиннадцатый лист оказался первым, имевшим боковой листочек. Из девяти следу-

ющих листьев пять имели по одному боковому листочку, а четыре не имели их вовсе. Наконец, один лист, сидевший двадцать первым над семядолями, имел два рудиментарных боковых листочка. Исходя из широко распространенной аналогии в животном мире, можно было бы ожидать, что эти рудиментарные листочки будут лучше развиты и чаще будут появляться у очень молодых растений, чем у более старых. Однако, если принять во внимание, во-первых, что давно утерянные признаки иногда вновь проявляются в более позднем возрасте, и, во-вторых, что листья видов Desmodium, обыкновенно трехраздельные, иногда состоят всего лишь из одного листочка, то можно высказать предположение, что *D. gyrans* произошел от вида с одним листочком, который, в свою очередь, возник из вида с трехраздельными листьями. Ибо в этом случае и отсутствие маленьких боковых листочков у очень молодых проростков, и их последующее появление можно рассматривать как возвращение к признакам более или менее отдаленных предков. *

Никто не предполагает, что быстрые движения боковых листочков *D. gyrans* приносят растению какую-либо пользу; совершенно неизвестно, почему они ведут себя таким образом. Мы думали, что их способность к движению может находиться в некотором отношении к их рудиментарному состоянию, и поэтому наблюдали почти рудиментарные листочки *Mimosa albida*, или *sensitiva* (изображение которой будет приведено позже, на рис. 159); однако они не обнаруживали никаких необычайных движений и ночью засыпали подобно вполне развившимся листочкам. Существует, однако, следующее замечательное различие между этими двумя случаями: у Desmodium уменьшение пластинки рудиментарных листочков не сопровождалось уменьшением длины подушечки в такой степени, как это произошло у Mimosa; между тем, от длины и степени изгибания подушечки зависят размеры движения пластинки. Так, средняя длина подушечек больших конечных листочков Desmodium 3 мм, в то время как длина подушечек рудиментарных листочков равна 2,86 мм, так что по длине они разнятся лишь незначительно. Однако по диаметру различие между ними большое, а именно, диаметр подушечки маленьких листочков составляет всего 0,3 — 0,4 мм, в то время как у конечных листочков он равен 1,33 мм. Если мы теперь обратимся к Mimosa, то найдем, что средняя длина подушечек ее почти рудиментарных листочков равна всего 0,466 мм, или несколько больше одной четверти длины подушечек вполне развитых листочков, доходящей до 1,66 мм. В этом незначительном уменьшении длины подушечек рудиментарных листочков Desmodium заключается, повидимому, ближайшая причина их большого и быстрого кругового нутационного движения, в противоположность движению почти рудиментарных листочков Mimosa. Небольшая величина и вес пластинки и слабое сопротивление ее движению со стороны воздуха, несомненно, также играют роль, ибо мы видели, что при погружении этих листочков в воду, в которой сопротивление было много больше, движения толчками прекращались. Мы не знаем, почему при редукции боковых листочков Desmodium, или,— если они возникли вследствие возвращения к первоначальным формам,—при их вторичном появлении подушечка, сравнительно с пластинкой, изменилась так мало, тогда как у Mimosa она подверглась сильному уменьшению. Тем не менее, заслуживает внимания, что уменьшение листочков у этих двух родов произошло, повидимому, неодинаковым путем и имеет неодинаковое значение, а именно, у Mimosa уменьшение внутренних и базальных листочков являлось необходимостью вследствие недостатка места, между тем как подобной необходимости нет у Desmodium, и уменьшение его боковых листочков, повидимому, можно

* *Desmodium vespertilionis*, близко родственный *D. gyrans*, повидимому, только в отдельных случаях имеет рудиментарные боковые листочки. Duchartre, «Éléments de Botanique», 1867, p. 353.

объяснить принципом компенсации, как результат большой величины конечного листочка.

Uraria (подсемейство 6) и *Centrosema* (подсемейство 8). — Как листочки *Uraria lagopus*, так и листья одного вида Centrosema из Бразилии опускаются ночью вертикально вниз. В то же время у последнего растения черешок поднимался на $16^1/_2$°.

Amphicarpaea monoica (подсемейство 8). — Листочки ночью опускаются вертикально вниз, и точно так же значительно опускаются и черешки. Один черешок, над которым производились тщательные наблюдения, в течение дня стоял на 25° выше горизонта, а ночью на 32° ниже его. Таким образом, он опустился на 57°. Поперек конечного листочка одного нежного молодого листа (имевшего в длину вместе с черешком $2^1/_4$ дюйма) была прикреплена нить, и движение всего листа зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке. В некоторых отношениях это было неудачно задумано, ибо круговое движение листочка поднимало или опускало нить, независимо от его собственного подъема или опускания. Однако это был наилучший план с точки зрения нашей специальной цели проследить, сильно ли двигается лист, после того как он заснул. Растение плотно обвилось вокруг тоненькой палочки, так что круговая нутация стебля не могла иметь места. Движение листа зарисовывалось в течение 48 часов, от 9 часов утра 10 июля до 9 часов утра 12 июля. На приведенном рисунке (рис. 151)* мы видим, какой сложностью отличалось его движение в оба дня. В течение второго дня он резко изменял свой путь 13 раз. Листья начинали засыпать немного позже 6 часов вечера, а к 7 часам 15 минутам вечера свисали вертикально вниз и засыпали совсем Однако в обе ночи они продолжали двигаться от 7 часов 15 минут вечера до 10 часов 40 минут и 10 часов 50 минут вечера так же сильно, как и днем. А именно этот вопрос мы и хотели выяснить. Из рисунка мы видим, что большое нисходящее движение поздно вечером по существу не отличается от круговой нутации в течение дня.

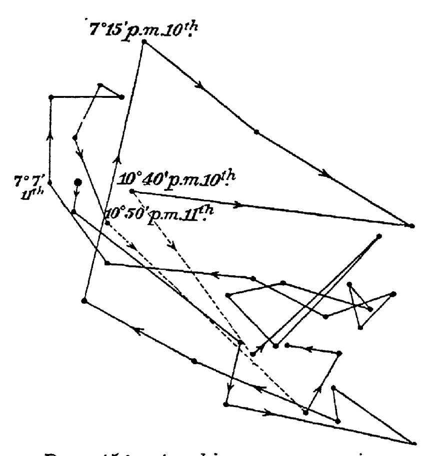


Рис. 151. *Amphicarpaea monoica*

Круговая нутация и никтитропическое движение листа в течение 48 часов. Верхушка его находилась в 9 дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Рисунок уменьшен до одной трети первоначальной величины. Растение освещалось сверху. Темп. $17^1/_2$ — $18^1/_2$° С.

[*p.m.* — пополудни.]

Glycine hispida (подсемейство 8). — Три листочка опускаются ночью вертикально вниз.

Erythrina (подсемейство 8). — Наблюдения производились над пятью видами, и у всех листочки опускались ночью вертикально вниз; у *E. caffra* и у другого вида, название которого осталось нам неизвестным, черешки в то же время слегка поднимались. Движения конечного листочка *E. crista-galli* (главный черешок которого был привязан к палочке) зарисовывались от 6 часов 40 минут утра 8 июня до 8 часов утра 10-го. Для того чтобы наблюдать никтитропиче-

* [В английском оригинале стрелка на пунктире, ведущем к 10 ч. 40 м. 10-го июля, по ошибке повернута против направления движения. Нами эта ошибка на рисунке не исправлена. — *Ред.*]

ские движения этого растения, необходимо, чтобы оно росло в теплой оранжерее, ибо на открытом воздухе в нашем климате оно не спит. На чертеже (рис. 152) мы видим, что между ранним утром и полуднем листочек дважды колебался вверх и вниз. Затем он сильно опустился, а позже поднимался до 3 часов дня. В этом часу началось большое ночное опускание. На следующий день (чертеж здесь не приводится) наблюдалось точно такое же двойное колебание перед полуднем и очень слабое после полудня. На третье утро листочек двигался в сторону вследствие того, что он начал принимать косое положение, что, повидимому, неизменно происходит с листочками этого вида, когда они становятся взрослыми. В обе ночи, после того как листочки засыпали и свисали вертикально вниз, они начинали немного двигаться и вверх, и вниз, и из стороны в сторону.

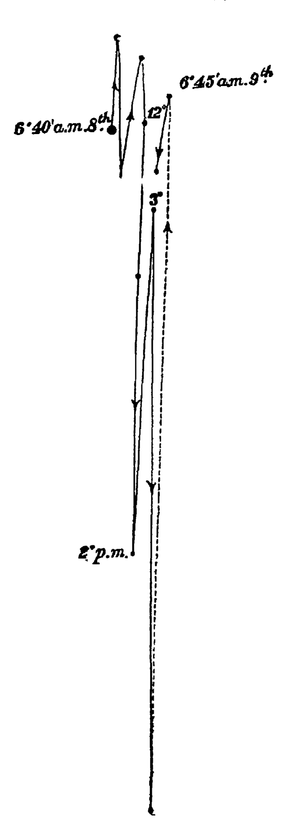


Рис. 152. *Erythrina crista-galli*

Круговая нутация и никтитропическое движение конечного листочка в $3^3/_4$ дюйма длиною; зарисовывались в течение 25 часов. Верхушка листа находилась в $3^1/_2$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Рисунок уменьшен до половины первоначальной величины. Растение освещалось сверху. Темп. $17^1/_2$—$18^1/_2$° С.

[*a. m.* — утра, *p. m.* — пополудни.]

Erythrina caffra. — Нить была прикреплена поперек конечного листочка, так как мы хотели наблюдать его движения в состоянии сна. Утром 10 июня растение было помещено под потолочное окно, где свет не был ярким. Мы не знаем, по этой ли причине или же потому, что растение было потревожено, но листочек весь день свисал вертикально вниз. Тем не менее, в этом положении он нутировал по кругу и описал фигуру, представлявшую два неправильных эллипса. На следующий день он нутировал по кругу в большей степени, описав четыре неправильных эллипса, а к 3 часам дня поднялся и принял горизонтальное положение. К 7 часам 15 минутам вечера он заснул и вертикально свисал, однако продолжал нутировать по кругу в течение всего времени наблюдений, до 11 часов вечера.

Erythrina corallodendron. — Зарисовывались движения конечного листочка. В течение второго дня, между 8 часами утра и 4 часами дня, он колебался четыре раза вверх и четыре раза вниз, после чего началось большое ночное опускание. На третий день движение по своей амплитуде было столь же интенсивно, но отличалось замечательной простотой: от 6 часов утра до 3 часов дня листочек поднимался по почти совершенно прямой линии, а затем по столь же прямой линии опускался вниз, пока не повис вертикально и не уснул.

Apios tuberosa (подсемейство 8). — Листочки ночью опускаются вертикально вниз.

Phaseolus vulgaris (подсемейство 8). — Ночью листочки также опускаются вертикально вниз. В теплице черешок одного молодого листа поднялся ночью на 16°, а черешок более старого листа на 10°. У растений, растущих на открытом воздухе, листочки, повидимому, не спят до наступления позднего лета, ибо в ночи на 11 и 12 июля ни один из них не спал, тогда как ночью 15 августа большинство листочков у тех же растений вертикально свисало и спало. У *Ph. caracalla* и *Hernandesii* первичные

листья с одним листочком и листочки вторичных трехраздельных листьев опускаются ночью вертикально вниз. Это относится также и ко вторичным трехраздельным листьям *Ph. Roxburghii*; замечательно, однако, что первичные сильно удлиненные листья с одним листочком поднимаются ночью над горизонтом примерно от 20 до 60°. Однако у более взрослых проростков с только что развившимися вторичными листьями первичные листья расположены в середине дня горизонтально или наклонены немного ниже горизонта. В одном таком случае первичные листья поднимались от 26° ниже горизонта в полдень до 20° выше его в 10 часов вечера, тогда как листочки вторичных листьев в тот же самый час вертикально свисали. Таким образом, здесь мы имеем необыкновенный случай, когда в одно и то же время первичные и вторичные листья одного и того же растения двигаются в противоположных направлениях.

Итак, мы видели, что у шести наблюдавшихся нами родов Phaseoleae (за исключением первичных листьев *Phaseolus Roxburghii*) листочки все спят одинаково, а именно, опускаясь вертикально вниз. Движения черешков наблюдались всего у трех этих родов. Они поднимались у Centrosema и Phaseolus и опускались у Amphicarpaea.

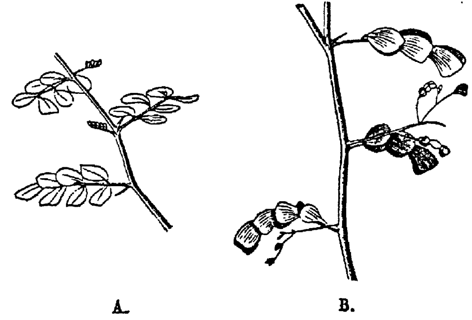


Рис. 153. *Haematoxylon Campechianum*

А — вид веточки днем; В — веточка со спящими листьями. Уменьшено до двух третей натуральной величины.

Sophora chrysophylla (подсемейство 10). — Ночью листочки поднимаются и одновременно направляются к верхушке листа, как у *Mimosa pudica*.

Caesalpinia, *Hematoxylon*, *Gleditschia*, *Poinciana*. — Листочки двух видов Caesalpinia (подсемейство 13) ночью поднимались. У *Haematoxylon Campechianum* (подсемейство 13) листочки ночью двигаются вперед, так что их средние жилки располагаются параллельно черешку, а вертикальные нижние поверхности обращены наружу (рис. 153). Черешок немного опускается. У Gleditschia, если мы правильно понимаем описание Дюшартра, и у *Poinciana Gilliesii* (оба относятся к подсемейству 13) листья ведут себя так же.

Cassia (подсемейство 14). — Никтитропические движения листьев у многих видов этого рода почти одинаковы и отличаются большой сложностью. Впервые они были кратко описаны Линнеем, а впоследствии Дюшартром. Наши наблюдения были сделаны, главным образом, на *C. floribunda* * и *corymbosa*, но нам случалось наблюдать и некоторые другие виды. Горизонтально расположенные листочки ночью опускаются вертикально вниз, однако не так просто, как у многих других родов, а каждый листочек поворачивается около своей собственной оси, так что его нижняя поверхность обращается наружу. Верхние поверхности противоположных листочков приходят таким образом в соприкосновение один с другим ниже черешка и оказываются хорошо защищенными (рис. 154). Вращение и другие движения осуществляются при помощи хорошо развитой подушечки при основании каждого листочка, что можно ясно видеть, если начертить днем вдоль подушечки прямую узкую черную линию. Угол между двумя конеч-

* М-р Дайер сообщил мне, что по мнению м-ра Бентама *Cassia floribunda* (обыкновенный тепличный кустарник) является выведенным во Франции гибридом, очень близким к *C. laevigata*. Несомненно, он представляет собою то же, что и форма, описанная Линдли («Bot. Reg.», Tab. 1422) как *C. Herbertiana*.

ными листочками днем несколько меньше прямого. Однако их расхождение сильно увеличивается, когда они опускаются и поворачиваются, так что ночью, как можно видеть из рисунка, они занимают боковое положение. Кроме того, они движутся немного назад к основанию черешка. В одном случае мы нашли, что средняя жилка конечного листочка образовала ночью с линией, опущенной перпендикулярно от конца черешка, угол в 36°. Вторая пара листочков также движется немного назад, но менее, чем конечная пара. Третья же пара опускает-

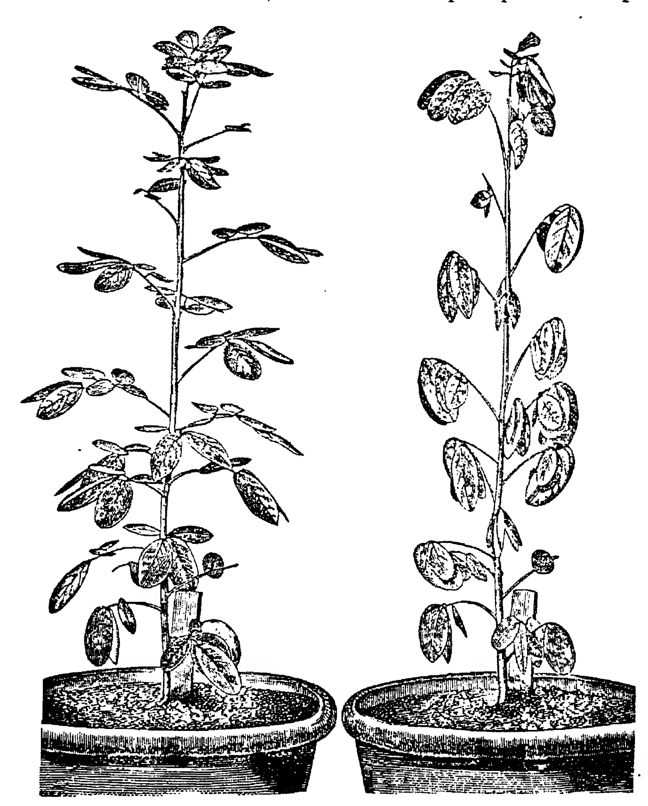


Рис. 154. *Cassia corymbosa*

А — растение днем; В — то же растение ночью. Оба рисунка срисованы с фотографий.

ся вертикально вниз или даже немного вперед. Таким образом, у тех видов, у которых листья состоят всего из 3 или 4 пар листочков, последние стремятся образовать один пучок, причем их верхние поверхности соприкасаются, а нижние обращаются наружу. Наконец, главный черешок ночью поднимается, однако у листьев различного возраста в очень различной степени, а именно, некоторые поднимались всего лишь на 12°, у других же угол подъема достигал 41°.

Cassia calliantha. — Листья имеют большое количество листочков, которые двигаются ночью приблизительно так же, как только что описанные. Однако черешки, повидимому, не поднимаются, а один, как выяснилось при тщательном наблюдении, даже заведомо опустился на 3°.

Cassia pubescens. — Главное отличие никтитропических движений этого вида, по сравнению с предыдущими видами, состоит в том, что листочки вра-

щаются значительно слабее. Поэтому их нижние поверхности ночью лишь немного поворачиваются наружу. Черешки, в течение дня слегка приподнятые над горизонтом, замечательным образом поднимаются ночью и стоят почти или совсем вертикально. Это, а также свисающее положение листочков, придает ночью всему растению удивительную компактность. На двух приведенных здесь рисунках, срисованных с фотографий, одно и то же растение представлено бодрствующим и спящим (рис. 155), и мы видим, как резко изменяется его вид.

Cassia mimoisides. — Ночью многочисленные листочки на каждом листе поворачиваются около своих осей, а их кончики движутся к верхушке листа.

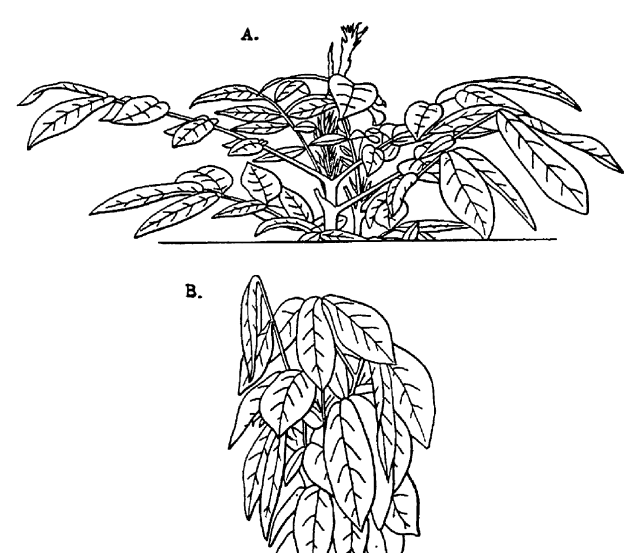


Рис. 155. *Cassia pubescens*

А — верхняя часть растения днем; В — то же растение ночью. Рисунки срисованы с фотографий и уменьшены.

Таким образом, они располагаются черепицеообразно, причем их нижние поверхности обращены вверх, а средние жилки становятся почти параллельными черешку. Следовательно, этот вид тем отличается от всех рассмотренных нами других, за исключением одного, описанного вслед за этим, что ночью его листочки не опускаются вниз. Один черешок, движения которого измерялись, поднимался ночью на 8°.

Cassia Barclayana. — Листочки этого австралийского вида многочисленны, очень узки и почти линейны. Ночью они немного поднимаются, а также движутся к верхушке листа. Например, два супротивные листочка, отстоявшие один от другого днем на 104°, ночью отстояли всего на 72°, так что каждый из них поднялся выше своего дневного положения на 16°. Черешок одного молодого листа поднялся ночью на 34°, а черешок более взрослого листа на 19°. Благодаря слабому движению листочков и значительному — черешка, ночью куст имеет иной вид, чем днем. Однако листья едва ли можно назвать спящими.

Наблюдались круговые нутационные движения листьев *C. floribunda*, *calliantha* и *pubescens*, каждое в течение трех или четырех дней. В основном они были одинаковы, причем у последнего из названных видов отличались наибольшей простотой. Черешок *C. floribunda* у основания двух конечных листочков

был привязан к палочке, а вдоль средней жилки одного из них была прикреплена нить. Ее движения зарисовывались от 1 часа дня 13 августа до 8 часов 30 минут утра 17-го. Однако на рис. 156 изображены только движения в течение последних 2 часов. От 8 часов утра каждого дня (к этому времени лист принимал свое дневное положение) до 2 или 3 часов пополудни он или делал зигзаги, или нутировал по кругу около одного и того же небольшого пространства. Между 2 и 3 часами пополудни начиналось большое вечернее опускание. Линии, представляющие это опускание и подъем ранним утром, идут наискось благодаря уже описанным своеобразным движениям сна листьев. После того, как в 6 часов вечера листочек заснул, а стеклянная нить была направлена отвесно вниз, движение его верхушки зарисовывалось до 10 часов 30 минут вечера, и в течение всего этого времени он колебался из стороны в сторону, описавши более, чем один эллипс.

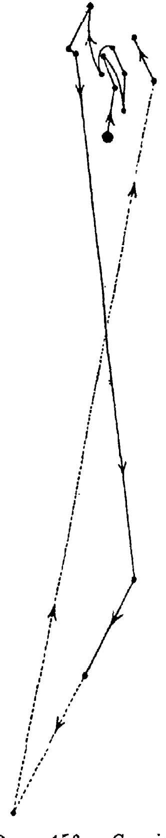


Рис. 156. *Cassia floribunda*

Круговая нутация и никтитропическое движение конечного листочка ($1\frac{5}{8}$ дюйма длиною); зарисовывались от 8 часов 30 минут утра до того же часа на следующее утро. Верхушка листочка находилась в $5\frac{1}{2}$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Длина главного черешка $3\frac{3}{4}$ дюйма. Темп. 16—$17\frac{1}{2}$° С. Рисунок уменьшен до половины первоначальной величины.

Bauhinia (подсемейство 15). — Никтитропические движения четырех видов были сходны и в высшей степени своеобразны. Однако растение, выращенное из семени, присланного нам Фрицем Мюллером из южной Бразилии, было подвергнуто специальному наблюдению. Оно имело большие раздвоенные листья. Ночью обе половинки их поднимаются вверх и совершенно смыкаются, подобно супротивным листочкам многих Leguminosae. В то же время у очень молодых растений значительно поднимаются черешки. Один из них, который в полдень стоял на 45° выше горизонта, ночью составлял с ним угол в 75°, поднявшись таким образом на 30°. Другой поднялся на 34°. Пока обе половинки листа сомкнуты, средняя жилка сначала опускается вертикально вниз, а позже отклоняется назад, проходя на близком расстоянии вдоль одной стороны своего собственного приподнятого черешка, причем она таким образом направляется к стеблю или к оси растения. В одном случае в различные часы измерялся угол, который средняя жилка составляла с горизонтом. В полдень она была расположена горизонтально, а поздно вечером вертикально свисала. Затем поднималась в противоположную сторону и в 10 часов 15 минут вечера стояла всего на 27° ниже горизонта, будучи направленной к стеблю. Таким образом, всего она передвинулась на 153°. Благодаря этому движению — складыванию листьев и поднятию черешков — все растение ночью становится настолько более компактным, чем днем, насколько пирамидальный тополь отличается от иных видов тополей. Замечательно, что когда наши растения немного подросли и достигли высоты в 2 или 3 фута, черешки их ночью не поднимались, и средние жилки сложенных листьев не изгибались более назад вдоль одной стороны черешка. Мы заметили, что и у некоторых других родов черешки очень молодых растений поднимаются ночью гораздо сильнее, чем черешки более взрослых.

Tamarindus Indica (подсемейство 16). — Ночью листочки сближаются или встречаются один с другим, и все направлены к верхушке листа. Таким

образом, они располагаются черепицеобразно, причем их средние жилки параллельны черешку. Движение очень похоже на движение у Haematoxylon (см. приведенный выше рис. 153), но резче выражено в виду большего числа листочков.

Adenanthera, *Prosopis* и *Neptunia* (подсемейство 20). — У *Adenanthera pavonia* листочки поворачиваются в стороны и ночью опускаются. У Prosopis они поворачиваются вверх. У *Neptunia oleracea* листочки на противоположных сторонах одного и того же перистосложного листа приходят ночью в соприкосновение и направлены вперед. Сами перистосложные листья движутся вниз и в то же время назад, или к стеблю растения. Главный черешок поднимается.

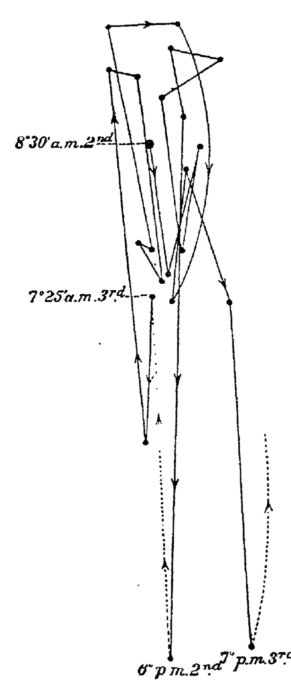


Рис. 157. *Mimosa pudica*

Круговая нутация и никтитропическое движение главного черешка; зарисовывались в течение 34 часов 30 минут.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Mimosa pudica (подсемейство 20). — Это растение было объектом бесчисленных наблюдений. Однако некоторым вопросам, относящимся к нашему предмету, не уделялось достаточного внимания. Как хорошо известно, ночью супротивные листочки приходят в соприкосновение и направлены к верхушке листа. Таким образом, они располагаются в изящном черепицеобразном порядке, причем их верхние поверхности оказываются защищенными. Четыре перистосложные листочка первого порядка также тесно сближаются один с другим, и весь лист становится благодаря этому очень компактным. Главный черешок в течение дня до позднего вечера опускается, а затем поднимается до очень раннего утра. Стебель с большой скоростью непрерывно нутирует по кругу, хотя амплитуда этого движения и невелика. В течение двух дней велись наблюдения над несколькими очень молодыми растениями, находившимися в темноте, и, хотя температура была довольно низкая, а именно 57 —59° F [13,8 — 15°C], у одного из них стебель в течение 12 часов описал четыре небольших эллипса. Мы сейчас увидим, что главный черешок также нутирует по кругу, равно как и каждый перистосложный лист и каждый отдельный листочек. Поэтому, если бы зарисовывалось движение верхушки какого-нибудь одного листочка, то описанный путь состоял бы из движений четырех отдельных частей.

К главному черешку почти совсем взрослого, весьма чувствительного листа (имевшего четыре дюйма в длину) с вечера была прикреплена в продольном направлении нить, причем стебель у основания листа был привязан к палочке. Чертеж зарисовывался на вертикальной стеклянной пластинке в теплице при высокой температуре. На приведенном рисунке (рис. 157) первая метка была сделана в 8 часов 30 минут утра 2 августа и последняя в 7 часов вечера 3-го. В первый день в течение 12 часов черешок трижды двигался вниз и дважды вверх. В течение того же промежутка времени на второй день он пять раз двигался вниз и четыре раза вверх. Так как восходящие и нисходящие линии не совпадают, то черешок явно нутировал по кругу, причем большое вечернее опускание и ночной подъем представляли собою усиление одной из круго-

вых нутаций. Следует, однако, отметить, что по вечерам черешок опускался значительно ниже, чем можно было видеть на вертикальной стеклянной пластинке, или чем представлено на диаграмме. После 7 часов вечера 3-го (когда была сделана последняя метка на рис. 157), горшок был перенесен в спальню, и в 12 часов 50 минут ночи (т. е. после полуночи) оказалось, что черешок стоял почти вертикально и был приподнят значительно больше, чем в 10 часов 40 минут вечера. При следующем наблюдении, в 4 часа утра, он начал опускаться, и опускание продолжалось до 6 часов 15 минут утра, после чего черешок делал зигзаги и снова нутировал по кругу. Подобные наблюдения, сделанные на другом черешке, дали приблизительно те же результаты.

В двух других случаях наблюдения над движением главного черешка производились через каждые две или три минуты, причем растения находились при довольно высокой температуре, а именно, в первом случае при 77—81° F [25—27°C], и тогда за 69 минут нить описала $2^1/_2$ эллипса. Во втором случае, когда температура была 81—86° F [27—30°C], она описала за 67 минут значительно больше 3 эллипсов. Следовательно, если бы точки наносились на стеклянную пластинку не через час или полчаса, а через каждые 2 или 3 минуты, то рис. 157, и без того достаточно сложный, был бы еще несравненно сложнее. Хотя главный черешок в течение дня беспрерывно и быстро описывает небольшие эллипсы, все же если бы после начала большого ночного подъема точки отмечались через каждые 2 или 3 минуты, как это делалось в течение часа между 9 часами 30 минутами и 10 часами 30 минутами вечера (темп. 84°F [29°C]), а затем были бы соединены, то в результате получилась бы почти абсолютно прямая линия.

Чтобы показать, что движение черешка, по всей вероятности, обусловлено изменениями тургора подушечки, а не ростом (согласно с выводами Пфеффера), для наблюдений был выбран один очень старый лист, некоторые листочки которого пожелтели и едва ли обладали чувствительностью. Растение находилось при весьма благоприятной температуре в 80°F [26,7°C]. От 8 до 10 ч. 15 м. утра черешок опускался, затем он немного поднимался по несколько зигзагообразной линии, часто останавливаясь, до 5 часов дня, когда началось большое вечернее опускание, продолжавшееся, по крайней мере, до 10 часов вечера. К 7 часам следующего утра он поднялся до того же уровня, что и предыдущим утром, а затем опускался по зигзагообразной линии. Но от 10 часов 30 минут утра до 4 часов 15 минут вечера он оставался почти неподвижным, потеряв всякую способность к движению. Следовательно, черешок этого очень старого листа, который давно уже должен был прекратить свой рост, двигался периодически. Однако вместо того чтобы нутировать по кругу несколько раз в течение дня, он передвинулся в продолжение 24 часов только дважды вниз и дважды вверх, причем восходящие и нисходящие линии не совпадали.

Уже было отмечено, что перистосложные дольки листа двигаются независимо от главного черешка. Черешок одного листа был прикреплен к пробковой подставке как раз у места, от которого расходились четыре перистосложных дольки, причем к одной из двух крайних была прикреплена в продольном направлении короткая тонкая нить, а непосредственно под ней был помещен полукруг, разделенный на градусы. При наблюдении сверху вниз можно было точно измерять угловые или боковые движения органа. Между полуднем и 4 часами 15 минутами дня он изменил свое положение, двигаясь в сторону, всего на 7°, однако не непрерывно в одном и том же направлении, так как четыре раза он двигался в одну сторону и три раза в противоположную, в одном случае на расстояние в 16° Таким образом, эта часть листа нутировала по кругу. Поздним вечером четыре перистосложных дольки сблизились между собою, причем та, над которой велись наблюдения, между полуднем и 6 часами

45 минутами вечера передвинулась внутрь на 59°. Между 4 часами 25 минутами и 6 часами 45 минутами вечера, в течение 2 часов 20 минут (в среднем через промежутки в 14 минут), было сделано десять наблюдений. И в этом случае, когда лист засыпал, не наблюдалось никаких колебаний из стороны в сторону, а происходило непрерывное движение внутрь. Таким образом, здесь мы имеем такую же замену круговой нутации постоянным движением в одном направлении, какая наблюдалась у главного черешка.

Было также установлено, что каждый отдельный листочек нутирует по кругу. Одна перистосложная долька листа была прикреплена шеллаком к верхушке небольшой палочки, крепко воткнутой в землю, чуть ниже пары листочков, к средним жилкам которых были приклеены чрезвычайно тонкие стеклянные нити. При этом листочки не были повреждены, ибо они засыпали обычным образом и долго сохраняли свою чувствительность. Как показано на рис. 158, движения одного из них зарисовывались в течение 49 часов. В первый день листочек опускался до 11 часов 30 минут утра, а затем до позднего вечера поднимался, делая зигзаги, указывавшие на круговую нутацию. На второй день, более приспособившись к своему новому состоянию, он колебался в течение 24 часов дважды вверх и дважды вниз. Это растение находилось при довольно низкой температуре, а именно, 62 — 64°F [16,7—17,8°C]. Если бы оно на-

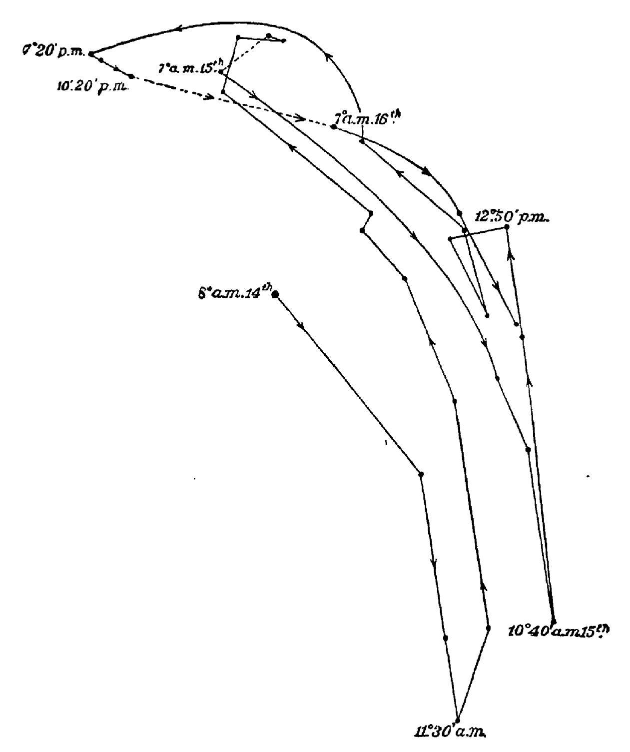


Рис. 158. *Mimosa pudica*

Круговая нутация и никтитропическое движение листочка (на привязанной дольке листа); зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке от 8 часов утра 14 сентября до 9 часов утра 16-го.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

ходилось в более теплом помещении, то движения листочка, несомненно, были бы более быстрыми и сложными. На диаграмме можно видеть, что восходящие и нисходящие линии не совпадают. Наблюдавшееся вечером большое движение в сторону являлось результатом того, что, засыпая, листочки изгибались в направлении к верхушке листа. Тщательные наблюдения над другим листочком показали, что в течение того же промежутка времени он непрерывно нутировал по кругу.

Круговая нутация листьев не нарушается, если в течение не очень продолжительного времени их подвергнуть действию темноты; однако периодичность их движений при этом теряется. Несколько очень молодых проростков в течение двух дней находились в темноте (темп. 57—59° F [13,8—15°C]), за исключением коротких промежутков времени, когда производились наблюдения над круговой нутацией их стеблей. На второй день вечером их листочки не засыпали полностью обычным для них способом. Затем горшок был помещен на три дня в темный шкаф, приблизительно при той же температуре, и под конец этого периода листочки не проявляли никаких признаков сна и были лишь слегка чувствительны к прикосновению. На следующий день стебель был прикреплен к палочке и в течение 72 часов движения двух листьев зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке. Растения все еще находились в темноте, за исключением 2 или 3 минут наблюдения, когда они освещались двумя свечами. На третий день листочки еще обнаруживали следы чувствительности при сильном сдавливании; однако вечером у них нельзя было заметить никаких признаков сна. Тем не менее, их черешки ясно продолжали нутировать по кругу, хотя нормальный порядок их движений относительно дня и ночи был совершенно нарушен. Так, один лист в течение первых двух ночей (а именно, между 10 часами вечера и 7 часами следующего утра) опускался, вместо того чтобы подниматься, а на третью ночь двигался главным образом в сторону. Второй лист вел себя таким же ненормальным образом, двигаясь в сторону в первую ночь, сильно опускаясь во вторую и поднимаясь на необычно большую высоту в третью ночь.

У растений, находившихся при высокой температуре и выставленных на свет, наиболее быстрое наблюдавшееся круговое нутационное движение верхушки листа достигало $^1/_{500}$ дюйма в секунду, что равнялось бы $^1/_8$ дюйма в минуту, если бы лист иногда не останавливался. Действительное расстояние, пройденное верхушкой в вертикальном направлении за 15 минут, как установлено при помощи измерителя, помещенного у самого листа, составляло в одном случае приблизительно $^3/_4$ дюйма, в другом $^5/_8$ дюйма за 60 минут. Однако происходило также и некоторое боковое движение.

Mimosa albida. * — Листья этого растения, один из которых здесь изображен (рис. 159) при уменьшении до $^2/_3$ натуральной величины, представляют некоторые интересные особенности. Лист состоит из длинного черешка, несущего всего две перистосложные доли (представленные здесь в состоянии несколько большего расхождения, чем обычно) с двумя парами листочков каждая. Однако внутренние базальные листочки имеют значительно меньшие размеры, вероятно, благодаря недостатку места для полного их развития, так что их можно рассматривать как почти рудиментарные. Они несколько варьируют по величине и иногда исчезают оба, иногда же отсутствует только один из них. Однако в функциональном отношении они отнюдь не являются рудиментарными, ибо отличаются чувствительностью, чрезвычайно гелиотропичны,

* М-р Тизельтон-Дайер сообщает нам, что м-р Бентам («Trans. Linn. Soc.», vol. XXX, p. 390) считает это перувианское растение (которое было прислано нам из Кью) «видом или разновидностью, которая в наших садах наиболее часто встречается под названием *M. sensitiva*».

нутируют по кругу приблизительно с тою же скоростью, как и вполне развитые листочки, и, засыпая, принимают точно такое же положение. У *Mimosa pudica* внутренние листочки у основания и между перистосложными долями листа точно так же сильно укорочены и наискось притуплены. Это было хорошо заметно у нескольких проростков *M. pudica*, у которых третий лист, считая от семядолей, имел только две дольки, каждая с 3 или 4 парами листочков, из которых внутренний базальный был более чем в два раза короче другого листочка той же пары. Таким образом, весь лист в целом очень напоминал лист *M. albida*. У этого последнего вида главный черешок заканчивается небольшим острием, и с каждой стороны его имеется пара крошечных сплюснутых ланцетовидных, несущих по краям волоски выступов, которые отпадают и исчезают вскоре после того, как лист вполне разовьется. Едва ли можно сомневаться в том, что эти небольшие выступы являются последними недолговечными представителями дополнительной пары листочков каждой доли листа, ибо внешний выступ вдвое шире внутреннего и немного длиннее его, а именно он имеет в длину $^7/_{100}$ дюйма, тогда как внутренний только 5—6 сотых дюйма. Ведь если бы базальная пара листочков существующих листьев сделалась рудиментарной, то мы могли бы ожидать, что эти рудименты обнаруживали бы некоторый след имеющегося теперь большого различия в величине. Вывод, что перистосложные доли листьев родительской формы *M. albida* имели, по крайней мере, три пары листочков, а не две, как в настоящее время, находит поддержку в строении первого настоящего листа, который состоит из простого черешка, несущего часто три пары листочков. Этот факт, равно как и присутствие рудиментов, приводит к заключению, что *M. albida* произошла от формы, листья которой имели более двух пар листочков. Второй лист за семядолями во всех отношениях напоминает листья вполне развитых растений.

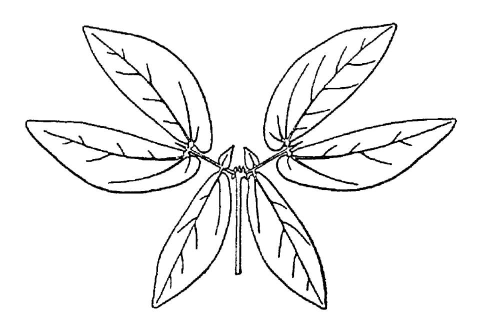


Рис. 159. *Mimosa albida*
Вид листа сверху.

Когда листья засыпают, каждый листочек поворачивается на полоборота, так что край его направляется к зениту и приходит в тесное соприкосновение с супротивным ему. Дольки листа также тесно приближаются одна к другой, так что четыре конечных листочка сходятся вместе. Большие базальные листочки (с соприкасающимися с ними маленькими рудиментарными листочками) движутся внутрь и вперед, обхватывая наружную сторону соединенных конечных листочков, и таким образом все восемь листочков (включая рудиментарные) образуют вместе один вертикальный пучок. Две перистосложные дольки листа, приближаясь одна к другой, одновременно опускаются вниз, и, таким образом, ночью они не простираются горизонтально по одной линии с главным черешком, как в течение дня, а свисают ниже горизонта под углом около 45° или даже под еще бо́льшим. Движение главного черешка, повидимому, изменчиво. Мы видели его вечером на 27° ниже, чем днем, но иногда он находился почти в том же самом положении. Тем не менее, нисходящее движение вечером и подъем в течение дня являются, вероятно, нормальным явлением, ибо оно было хорошо выражено у черешка первого настоящего листа.

Круговая нутация главного черешка одного молодого листа зарисовывалась в течение $2^3/_4$ дней и отличалась значительной величиной, однако была не так сложна, как круговая нутация *M. pudica*. Движение происходило со значительно бо́льшими отклонениями в стороны, чем это обычно бывает у нутирующих по кругу листьев, и это было единственной особенностью, которую оно обнаруживало. При наблюдении под микроскопом оказалось, что верхушка одного из конечных листочков в течение 3 минут передвигалась на $^1/_{50}$ дюйма.

Mimosa marginata. — Ночью супротивные листочки поднимаются вверх и приближаются один к другому, однако не приходят в тесное соприкосновение, за исключением очень молодых листьев на сильных побегах. Совсем взрослые листочки в течение дня медленно и слабо нутируют по кругу.

Schrankia uncinata (подсемейство 20). — Лист состоит из двух или трех пар перистосложных долек, из которых каждая имеет много маленьких листочков. Последние, когда растение спит, направлены вперед и расположены черепицеобразно. Угол между двумя конечными перистосложными дольками ночью уменьшился в одном случае на 15°, и они опустились почти вертикально вниз. Задние пары перистосложных долек точно так же опускаются вниз, но не сходятся, т. е. не двигаются к верхушке листа. Главный черешок не опускается вниз, по крайней мере вечером. В этом последнем отношении, а также в опускании перистосложных долей листа, существует заметное различие между никтитропическими движениями данного растения и движениями *M. pudica*. Следует, однако, прибавить, что наш экземпляр находился не в очень здоровом состоянии. Перистосложные доли листьев *Schrankia aculeata* ночью также опускаются.

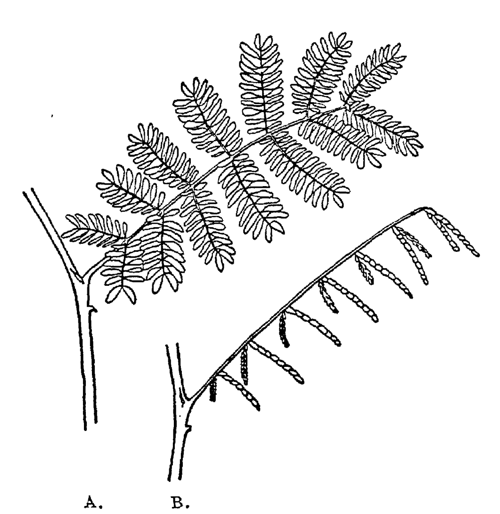


Рис. 160. *Acacia Farnesiana*

А — лист днем; В — тот же лист ночью.

Acacia Farnesiana (подсемейство 22). — Различие во внешнем виде этого растения в состоянии сна и во время бодрствования удивительно. Один и тот же лист в двух состояниях показан на приведенном рисунке (рис. 160). Листочки двигаются к кончику перистосложной дольки листа и располагаются черепицеобразно, и тогда дольки листа получают вид свисающих кусочков веревки. Дальнейшие замечания и измерения не вполне соответствуют изображенному здесь маленькому листу. Перистосложные дольки двигаются вперед и в то же время опускаются вниз, в то время как главный черешок значительно поднимается. Что касается степени движения, то две конечных доли листа одного экземпляра в течение дня составляли угол в 100°, ночью же всего в 38°, так что каждая из них передвинулась вперед на 31°. Предпоследние перистосложные дольки листа в течение дня составляли угол в 180°, т. е. стояли одна против другой по прямой линии, ночью же каждая из них передвинулась вперед на 65°. Базальная пара перистосложных долек листа была днем направлена назад, приблизительно на 21°, ночью же на 38° вперед, так что каждая долька передвинулась вперед на 59°. Однако в то же время доли листа сильно опу-

скаются и иногда висят почти прямо вниз. С другой стороны, главный черешок сильно поднимается, и к 8 часам 30 минутам вечера один из них стоял на 34° выше, чем в полдень, а к 6 часам 40 минутам следующего утра он поднялся еще на 10°. Вскоре после этого часа начиналось дневное нисходящее движение. Путь почти совсем взрослого листа зарисовывался в течение 14 часов. Он был сильно зигзагообразным и, повидимому, состоял из 5 эллипсов, длинные оси которых были направлены в разные стороны.

Albizzia lophantha (подсемейство 23). — Ночью листочки приходят один с другим в соприкосновение и направлены к верхушке перистосложной дольки листа. Перистосложные дольки приближаются одна к другой, но остаются в той же плоскости, что и в течение дня. В этом отношении они сильно отличаются от долей листа рассмотренных выше Schrankia и Acacia. Главный черешок поднимается лишь немного. Первый лист, сформировавшийся над семядолями, имел с каждой стороны 11 листочков, которые спали, подобно листочкам на листьях, развивавшихся позже. Однако черешок этого первого листа днем был изогнут вниз, а ночью выпрямлялся, так что хорда его дуги стояла тогда на 16° выше, чем в дневное время.

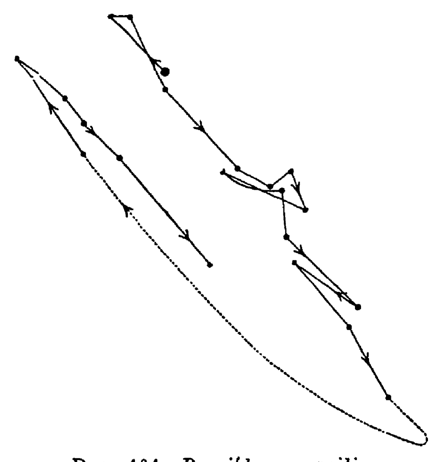


Рис. 161. *Passiflora gracilis*

Круговая нутация и никтитропическое движение листа; зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке от 8 часов 20 минут утра 13 октября до 10 часов утра 14-го. Рисунок уменьшен до двух третей первоначальной величины.

Melaleuca ericaefolia (Myrtaceae).— Согласно Буше («Bot. Zeit.», 1874, S. 359), листья спят ночью приблизительно так же, как и листья некоторых видов Pimelia.

Oenothera mollissima (Onagrarieae).— Согласно Линнею («Somnus Plantarum»), ночью листья поднимаются вертикально вверх.

Passiflora gracilis (Passifloraceae). — Молодые листья спят, отвесно опуская свои пластинки, и тогда черешок по всей своей длине становится несколько изогнутым вниз. Снаружи нельзя заметить никакого следа подушечки. Черешок самого верхнего листа на одном молодом побеге стоял в 10 часов 45 минут утра на 33° выше горизонта, а в 10 часов 30 минут вечера, когда пластинка вертикально свисала, — всего на 15°, так что он опустился на 18°. Черешок же ближайшего более старого листа опустился только на 7°. По какой-то неизвестной причине листья не всегда спят надлежащим образом. Стебель одного растения, которое некоторое время стояло перед северо-восточным окном, был привязан к палочке у основания одного молодого листа, пластинка которого была наклонена на 40° ниже горизонта. Положение листа было таково, что на него приходилось смотреть наискось, и в результате вертикальные восходящие и нисходящие движения при зарисовывании казались косыми. В первый день (12 октября) лист опускался до позднего вечера по зигзагообразной линии, а к 8 часам 15 минутам утра 13-го поднялся приблизительно до того же уровня, что и накануне утром. Затем был начат новый рисунок (рис. 161). Лист продолжал подниматься до 8 часов 50 минут утра, затем двигался немного вправо, а позже опускался. Между 11 часами утра и 5 часами дня он нутировал по кругу, а после 5 часов дня началось большое ночное опускание. В 7 часов 15 минут вечера он висел вер-

тикально. Пунктирную линию необходимо было бы продолжить на рисунке значительно ниже. К 6 часам 50 минутам следующего утра (14-го) лист сильно поднялся и продолжал подниматься до 7 часов 50 минут утра, после чего он вновь опустился. Следует заметить, что линии, зарисованные в это второе утро, совпали бы с линиями, зарисованными прежде, и запутали бы рисунок, если бы горшок не был передвинут немного влево. Вечером (14-го) за нитью, прикрепленной к кончику листа, была помещена метка, и движения ее тщательно зарисовывались от 5 часов дня до 10 часов 15 минут вечера. Между 5 часами и 7 часами 15 минутами вечера лист опускался по прямой линии и к 7 часам 15 минутам свисал вертикально. Но между 7 часами 15 минутами и 10 часами 15 минутами вечера линия состояла из ряда последовательных ступенек, при-



Рис. 162. *Nicotiana glauca*

Побеги с листьями, раскрытыми днем и спящими ночью. Рисунки срисованы с фотографий и уменьшены.

чину образования которых мы не могли выяснить. Было, однако, очевидно, что это движение не являлось более простым нисходящим движением.

Siegesbeckia orientalis (Compositae). — Несколько проростков были выращены в середине зимы и находились в теплице. Они цвели, однако росли плохо, и их листья не обнаруживали никаких признаков сна. Листья на других проростках, выращенных в мае, в полдень (22 июня) были расположены горизонтально и в 10 часов вечера свисали под значительным углом ниже горизонта. У четырех довольно молодых листьев, имевших в длину от 2 до $2^1/_2$ дюймов, эти углы оказались равными 50°, 56°, 60° и 65°. К концу августа, когда растения достигли высоты от 10 до 11 дюймов, более молодые листья ночью были так сильно изогнуты вниз, что о них с уверенностью можно было сказать, что они спали. Это один из видов, которые спят только в том случае, если были хорошо освещены в течение дня. Так, в двух случаях, когда растения весь день находились в комнате с северо-восточными окнами, листья ночью не спали. Этой же причиной, вероятно, можно объяснить, что листья наших проростков, выращенных в середине зимы, не спали. Профессор

Пфеффер сообщает нам, что листья другого вида (*S. Jorullensis?*) ночью свисали вертикально вниз.

Ipomoea coerulea и *purpurea* (Convolvulaceae). — На очень молодых растениях, имеющих фут или два в высоту, листья ночью опущены на 68 — 80° ниже горизонта, а некоторые свисают почти вертикально вниз. На следующее утро они снова поднимаются и принимают горизонтальное положение. Черешки ночью изгибаются вниз либо по всей своей длине, либо только в верхней части. Очевидно, это и обусловливает опускание пластинки. Повидимому, для того чтобы листья спали, необходимо хорошее освещение их днем, так как листья, находившиеся на задней стороне растения перед северо-восточным окном, не спали.

Nicotiana tabacum (var. virginiana) и *glauca* (Solaneae). — Молодые листья обоих этих видов спят, изгибаясь вертикально вверх. Изображения двух побегов *N. glauca* в бодрствующем и спящем состоянии приведены на рис. 162. Один из побегов, с которых сняты фотографии, случайно был изогнут в одну сторону.

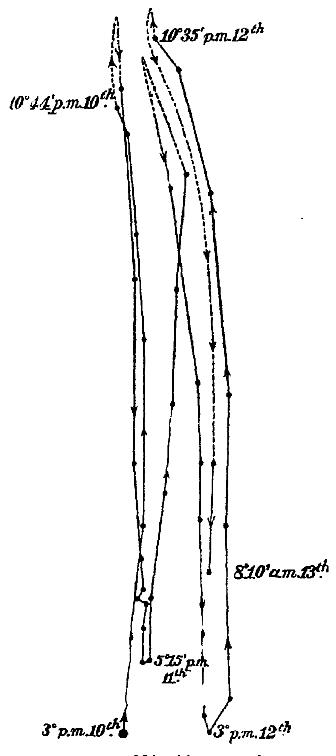


Рис. 163. *Nicotiana tabacum*

Круговая нутация и никтитропическое движение листа (5 дюймов в длину); зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке от 3 часов дня 10 июля до 8 часов 10 минут утра 13-го. Верхушка листа находилась в 4 дюймах от стекла. Темп. $17^{1}/_{2}$ — $18^{1}/_{2}$° С. Рисунок уменьшен до половины первоначальной величины.
[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

При основании черешка *N. tabacum*, с внешней стороны, находится масса клеток, значительно меньших размеров, чем в других местах, причем их длинные оси имеют иное направление, чем клетки паренхимы. Поэтому их можно рассматривать как образование типа подушечки. Был выбран молодой экземпляр *N. tabacum*, и в течение трех дней наблюдалась круговая нутация пятого листа над семядолями. В первое утро (10 июля) от 9 до 10 часов утра лист опускался, что является его обычным движением, в остальную же часть дня он поднимался. Это, несомненно, было обусловлено тем, что он освещался исключительно сверху, ибо собственно вечерний подъем не начинается до 3 или 4 часов дня. На приведенном рисунке (рис. 163) первая метка была сделана в 3 часа дня, после чего зарисовывание продолжалось в течение 65 часов. Когда лист был направлен к метке, находившейся непосредственно над той, которая была сделана в 3 часа дня, то он занимал горизонтальное положение. Чертеж замечателен только своей простотой и прямизной линий. Каждый день лист описывал один большой эллипс, ибо, как можно видеть, восходящие и нисходящие линии не совпадают. Вечером 11-го лист не опускался так низко, как обычно, и при этом делал небольшие зигзаги. Дневное опускание начиналось каждое утро уже к 7 часам. Прерывистые линии в верхней части рисунка, представляющие ночное вертикальное положение листа, должны быть продолжены много выше.

Mirabilis longiflora и *jalapa* (Nyctagineae). — Листья первой над семядолями пары, образованные проростками обоих этих видов, значительно расходи-

лись в течение дня, ночью же были направлены вертикально вверх, тесно соприкасаясь между собою. Два верхние листа на более старом проростке днем были почти горизонтальны, ночью же стояли вертикально; однако они не соприкасались тесно вследствие сопротивления со стороны центральной почки.

Polygonum aviculare (Polygoneae). — Профессор Баталин сообщает нам, что молодые листья ночью поднимаются вертикально вверх. Как указывает Линней, это имеет место также и у некоторых видов *Amaranthus* (Amaranthaceae). Мы сами также наблюдали движение сна этого типа у одного представителя этого рода. Далее, у *Chenopodium album* (Chenopodieae) верхние молодые листья нескольких проростков, имевших 4 дюйма в высоту, в течение дня были расположены горизонтально или несколько ниже горизонта, а в 10 часов вечера 7 марта они стояли совсем или почти совсем вертикально. Другие проростки, выращенные в течение зимы (28 января) в теплице, наблюдались днем и ночью и в положении их листьев нельзя было подметить никаких различий. Согласно Буше («Bot. Zeitung», 1874, S. 359), листья *Pimelia linoides* и *spectabilis* (Thymeleae) ночью спят.

Euphorbia jacquiniaeflora (Euphorbiaceae). — М-р Линч обратил наше внимание на тот факт, что молодые листья этого растения спят в вертикальном висячем положении. Третий от верхушки лист в течение дня (11 марта) имел наклон в 30° ниже горизонта и ночью свисал вертикально вниз, что наблюдалось и у некоторых еще более молодых листьев. На следующее утро он поднялся до своего прежнего уровня. Четвертый и пятый листья от верхушки в течение дня были расположены горизонтально, а ночью опустились всего на 38°. Шестой лист не менял заметно своего положения. Нисходящее движение обусловлено направленным вниз изгибом черешка, у которого нигде нельзя обнаружить какой-либо структуры, напоминающей подушечку. Ранним утром 7 июня к молодому листу (третьему от верхушки и имевшему в длину 2 $^5/_8$ дюйма) была продольно прикреплена нить, и ее движения зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке в течение 72 часов, причем растение освещалось сверху через двойное потолочное окно. Каждый день лист опускался по почти прямой линии от 7 часов утра до 5 часов дня, после чего его наклон вниз стал настолько значительным, что зарисовывать движения далее не было никакой возможности. Во вторую половину каждой ночи и ранним утром лист поднимался. Следовательно, он нутировал по кругу очень простым способом, описывая каждые 24 часа один большой эллипс, ибо восходящие и нисходящие линии его пути не совпадали. В каждое следующее утро он стоял несколько ниже, чем в предыдущее, что, вероятно, частично было обусловлено увеличением возраста листа, частично же недостаточным освещением, ибо хотя листья весьма мало гелиотропичны, все же, согласно данным м-ра Линча и нашим собственным наблюдениям, их наклон в течение дня определяется интенсивностью света. На третий день, когда нисходящее движение уже стало значительно слабее, зарисованная линия ясно была гораздо более зигзагообразной, чем в любой из предыдущих дней, и казалось, что некоторая часть его способностей к движению была как бы уже израсходована. В 10 часов вечера 7 июня, когда лист висел вертикально, его движения наблюдались при помощи помещенной позади его метки, причем можно было видет, что кончик прикрепленной нити медленно и слабо колебался из стороны в сторону, а также вверх и вниз.

Phyllanthus Niruri (Euphorbiaceae). — Согласно описанию Пфеффера, * листочки этого растения спят замечательным образом, повидимому, подобно листочкам Cassia, ибо ночью они опускаются вниз и поворачиваются около

* «Die period. Beweg.», S. 159.

своих осей, так что их нижние поверхности обращаются наружу. Как и следовало ожидать, исходя из сложности этого рода движений, листочки снабжены подушечками.

Голосемянные

Pinus Nordmanniana (Coniferae). — Г-н Шатэн указывает,* что листья горизонтальные в течение дня, ночью поднимаются вверх и принимают положение, почти перпендикулярное по отношению к ветке, на которой они сидят. Мы предполагаем, что он имеет здесь в виду горизонтальную ветку. Он прибавляет: «En même temps, ce mouvement d'érection est accompagné d'un mouvement de torsion imprimé à la partie basilaire de la feuille, et pouvant souvent parcourir un arc de 90 degrés» [«В то же время это движение вверх сопровождается ясным закручиванием базальной части листа, которое часто достигает 90° по дуге»]. Так как нижняя поверхность листьев белая, верхняя же имеет темнозеленую окраску, то днем и ночью дерево имеет весьма различный вид. Листья небольшого деревца в горшке не выявляли у нас никаких никтитропических движений. В одной из предыдущих глав мы видели, что листья *Pinus pinaster* и *P. Austriaca* непрерывно нутируют по кругу.

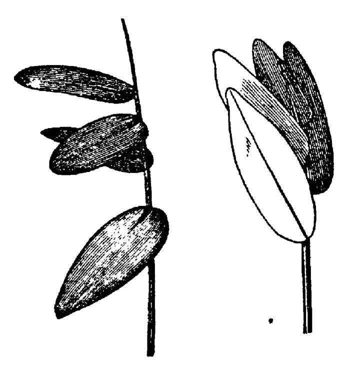


Рис. 164. *Strephium floribundum*
Стебли с листьями в течение дня и во время сна ночью. Рисунки уменьшены.

Однодольные

Thalia dealbata (Cannaceae). — Листья этого растения спят, повернувшись вертикально вверх. Они снабжены хорошо развитыми подушечками. Это единственный известный нам случай, когда спит очень большой лист. Пластинка одного молодого листа, имевшего еще только $13^1/_4$ дюйма в длину и $6^1/_2$ в ширину, составляла в полдень со своим длинным черешком угол в 121°, ночью же стояла вертикально по одной линии с ним и таким образом поднялась на 59°. Действительное расстояние, пройденное верхушкой (при измерении путем ортогонального чертежа) другого большого листа между 7 часами 30 минутами утра и 10 часами вечера, составляло $10^1/_2$ дюймов. Круговая нутация двух молодых карликовых листьев, которые отходили от основания растения среди более крупных листьев, зарисовывалась в течение двух дней на вертикальной стеклянной пластинке. В первый день кончик одного листа, а на другой день кончик другого между 6 часами 40 минутами утра и 4 часами дня описали два эллипса, длинные оси которых проходили в направлениях, весьма отличных от линий, представляющих большое дневное опускание и ночной подъем.

Maranta arundinacea (Cannaceae). — Пластинки листьев, снабженных подушечками, расположены в течение дня горизонтально, или на 10—20° выше горизонта, а ночью направлены вертикально вверх. Следовательно, ночью они поднимаются на 70—90°. В полдень растение было помещено в теплице в темноту, и на следующий день зарисовывались движения его листьев. Между 8 часами 40 минутами и 10 часами 30 минутами утра они поднимались, а затем до 1 часа 37 минут дня *сильно* опускались, но к 3 часам дня они снова немного поднялись, причем подъем продолжался все послеполуденное время и ночью. На следующее утро они стояли на том же уровне, как и накануне. Таким об-

* «Comptes Rendus», Jan. 1876, p. 171.

разом, затемнение в течение полутора суток не нарушает периодичности их движений. В один теплый, но бурный вечер, пока растение вносили в дом, его листья сильно раскачивались, и ночью ни один из них не заснул. На следующее утро растение было снова внесено в теплицу, и опять ночью его листья не спали. Однако на следующую ночь они обычным образом поднялись на 70—80°. Этот факт аналогичен тому, что мы наблюдали у вьющихся растений, а именно, что сильное сотрясение нарушает на время их способность к круговой нутации. Однако в этом случае действие было значительно сильнее выражено и более длительно.

Colocasia antiquorum (*Caladium esculentum*, Hort.) (Aroideae). — Листья этого растения спят, опуская вечером свои пластинки, и стоят, таким образом, с большим наклоном, или даже совсем вертикально, причем их кончики направлены к земле. Они не имеют подушечек. Пластинка одного листа стояла в полдень на 1° ниже горизонта, в 4 часа 20 минут дня — на 20°, в 6 часов вечера — на 43°, в 7 часов 20 минут вечера — на 69° и в 8 часов 30 минут вечера — на 68°, так что в это время она начала подниматься. В 10 часов 15 минут вечера она стояла на 65° и на следующий день рано утром на 11° ниже горизонта. Круговая нутация другого молодого листа (с черешком всего в $3^1/_4$ дюйма и с пластинкой в 4 дюйма длиной) зарисовывалась на вертикальной стеклянной пластинке в течение 48 часов. Он тускло освещался через потолочное окно, и это, повидимому, нарушало правильную периодичность его движений. Тем не менее, в оба дня после полудня лист сильно опускался до 7 часов 10 минут или до 9 часов вечера, после чего он немного поднимался и двигался в сторону. Оба раза рано утром он принял свое дневное положение. Хорошо выраженное боковое движение в течение короткого времени в первой половине ночи являлось единственным обнаруженным у него интересным фактом, вследствие чего, в согласии с общим правилом, относящимся к нутирующим по кругу органам, восходящие и нисходящие линии не совпадали. Движения листьев этого растения отличались, таким образом, большой простотой, а потому можно не приводить чертежа. Мы видели, что у другого рода Aroideae, а именно, у Pistia, листья поднимаются ночью так сильно, что их почти можно назвать спящими.

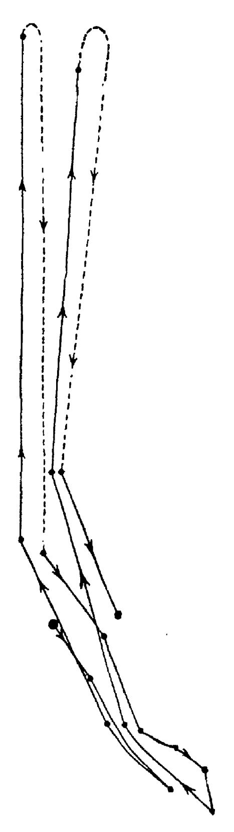


Рис. 165. *Strephium floribundum*

Круговая нутация и никтитропическое движение листа; зарисовывались от 9 часов утра 26 июня до 8 часов 45 минут утра 27-го. Нить была прикреплена вдоль средней жилки. Верхушка листа находилась в $8^1/_4$ дюймах от вертикальной стеклянной пластинки. Растение освещалось сверху. Темп. $23^1/_2$—$24^1/_2$° С.

Strephium floribundum * (Gramineae). — Овальные листья снабжены подушечкой и в течение дня расположены горизонтально или с небольшим наклоном ниже горизонта. Листья вертикальных стеблей ночью просто поднимаются вертикально вверх, так что их кончики направлены к зениту (рис. 164). Горизонтально расположенные листья, отходящие от сильно наклоненных или почти горизонтальных стеблей, движутся ночью таким образом, что их кон-

* А. Броньяр первый наблюдал, что листья этого растения, и листья Marsilea спят: см. «Bull. de la Soc. Bot. de France», tome VII, 1860, p. 470.

чики направляются к верхушке стебля, а один боковой край к зениту. Чтобы принять это положение, листьям приходится поворачиваться около своих собственных осей на угол приблизительно в 90°. Таким образом, поверхность пластинки всегда стоит вертикально, каким бы ни было положение средней жилки или же листа в целом.

Круговая нутация одного молодого листа (2,3 дюйма длиною) зарисовывалась в течение 48 часов (рис. 165). Движение отличалось замечательной простотой. Лист опускался от 6 часов 40 минут утра до 2 часов или 2 часов 50 минут дня, а затем поднимался и около 6 часов вечера стоял вертикально, снова опускаясь поздней ночью или очень ранним утром. На второй день нисходящая линия делала небольшие зигзаги. Как обычно, восходящие и нисходящие линии не совпадали. В другом случае, когда температура была немного выше, а именно, 24—26$^1/_2$° С, наблюдения над одним листом производились между 8 часами 50 минутами утра и 12 часами 16 минутами дня 17 раз. За этот промежуток времени в 3 часа 26 минут он изменил свой путь под прямым углом шесть раз и описал два с половиною неправильных треугольника. Следовательно, в этом случае лист быстро и сложным образом нутировал по кругу.

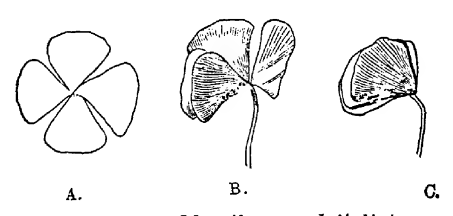


Рис. 166. *Marsilea quadrifoliata*

А — лист днем, вид сверху; В — лист, начинающий засыпать, сбоку; С — тот же лист спящий. Рисунки уменьшены до половины естественной величины.

Споровые

Marsilea quadrifoliata (Marsileaceae). — Форма одного листа, в течение дня расположенного в горизонтальной плоскости, показана в А (рис. 166). Каждый листочек снабжен хорошо развитой подушечкой. Когда листья спят, два конечные листочка поднимаются вверх, поворачиваются на полоборота и приходят один с другим в соприкосновение (В), а позже охватываются двумя нижними листочками (С). Таким образом, четыре листочка с обращенными наружу нижними поверхностями образуют вертикальный пучок. Изгиб верхушки черешка листа, изображенного спящим, является случайным. Растение было перенесено в комнату, где температура была лишь немного выше 60°F [15,6°C], и движение одного из листочков (черешок был привязан) зарисовывалось в течение 48 часов (рис. 167). Лист опускался с раннего утра до 1 часа 50 минут дня, а затем поднимался до 6 часов вечера, когда он заснул. Затем к одному из конечных и внутренних листочков была прикреплена вертикально свисающая стеклянная нить. Часть чертежа на рис. 167, после 6 часов вечера,

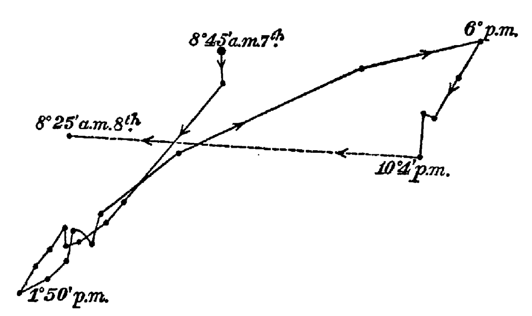


Рис. 167. *Marsilea quadrifoliata*

Круговая нутация и никтитропическое движение листочка; зарисовывались на вертикальной стеклянной пластинке в течение приблизительно 24 часов. Рисунок уменьшен до двух третей первоначальной величины. Растение находилось при довольно низкой температуре.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

показывает, что листочек продолжал опускаться, сделавши один зигзаг, до 10 часов 40 минут вечера. В 6 часов 45 минут следующего утра лист уже проснулся, и нить была направлена выше вертикальной стеклянной пластинки, но к 8 часам 25 минутам утра она занимала положение, показанное на рисунке. По виду диаграмма сильно отличается от большинства приведенных прежде, и это обусловлено тем, что, приближаясь к своему соседу и приходя с ним в соприкосновение, листочек поворачивается и движется в сторону. Движение другого листочка во время его сна зарисовывалось между 6 часами вечера и 10 часами 35 минутами вечера, и оказалось, что он ясно нутировал по кругу, ибо в течение 2 часов продолжал опускаться, затем поднимался, а после этого опустился еще ниже, чем в 6 часов вечера. На приведенном рисунке (рис. 167) можно видеть, что когда растение находилось в доме при довольно низкой температуре, то листочек в течение середины дня опускался и поднимался по несколько зигзагообразной линии. Но когда растение от 9 часов утра до 3 часов дня находилось в теплице при высокой, хотя и непостоянной температуре (а именно, между 72 и 83°F [22,2 и 28,3°C], то листочек (с привязанным черешком) быстро нутировал по кругу, ибо в течение шести часов он описал три больших вертикальных эллипса. По Броньяру, *Marsilea pubescens* спит подобно описанному виду. Эти растения являются единственными тайнобрачными, о которых известно, что они спят.

Краткий обзор и заключительные замечания о никтитропических движениях, или движениях сна, листьев. — Немногие из тех, кто наблюдал, насколько сложны бывают иногда эти движения, будут оспаривать, что они в том или ином отношении имеют большое значение для обладающих ими растений. Так, у Cassia листочки, расположенные в течение дня горизонтально, ночью не только изгибаются вертикально вниз, причем конечная пара их направляется в значительной мере назад, но еще и поворачиваются около своих собственных осей, так что их нижние поверхности оказываются обращенными наружу. Конечный листочек Melilotus так же поворачивается, и в результате этого движения один из его боковых краев направляется вверх; в то же время он движется влево или вправо, пока его верхняя поверхность не придет в соприкосновение с поверхностью бокового листочка на той же стороне, который точно так же поворачивается около своей собственной оси. У Arachis все четыре листочка образуют в течение ночи один вертикальный пучок; для этого двум передним листочкам приходится двигаться вверх, а двум задним вперед, причем все они, кроме того, поворачиваются около своих собственных осей. Листья некоторых видов рода Sida ночью перемещаются на 90° вверх, а у других видов на такой же угол вниз. Такое же различие в никтитропических движениях мы наблюдали у семядолей рода Oxalis. Далее, у Lupinus листочки движутся либо вверх, либо вниз, а у некоторых видов, напр. у L. luteus, листочки на одной стороне звездообразного листа движутся вверх, а на другой вниз, промежуточные же поворачиваются около своих осей; в результате этих разнообразных движений лист в целом образует ночью вертикальную звезду вместо горизонтальной, наблюдаемой в течение дня. Некоторые листья и листочки не только движутся вверх или вниз, но на ночь в большей или меньшей степени складываются, как у Bauhinia и у некоторых видов Oxalis. Действительно, разнообразие положений, которые листья принимают в состоянии сна, почти безгранично. Они могут быть направлены или вертикально вверх, или вниз, или же, если иметь в виду листочки,— к верхушке или к основа-

нию листа, или же могут принять какое-либо промежуточное положение. Часто они поворачиваются около своих собственных осей, по крайней мере, на 90°. Листья, отходящие от вертикальных или горизонтальных или сильно наклоненных ветвей, в некоторых случаях движутся неодинаково, как у Porlieria и Strephium. Общий вид многих растений ночью удивительно изменяется, что можно наблюдать у Oxalis, и еще более ясно у Mimosa. Куст *Acacia Farnesiana* ночью выглядит так, как будто он покрыт вместо листьев небольшими висящими кусочками веревки. Если исключить несколько родов, которых мы сами не видели и относительно которых имеем сомнения, а также немногие другие, листочки которых ночью поворачиваются, не поднимаясь и не опускаясь в значительной степени, то имеется 37 родов, у которых листья или листочки ночью поднимаются, часто двигаясь в то же самое время к верхушке или к основанию листа, и 32 рода, у которых они опускаются.

Никтитропические движения листьев, листочков и черешков осуществляются двумя различными способами. Во-первых, путем попеременного усиления роста на их противоположных сторонах, которому предшествует увеличение тургора клеток, и во-вторых, при помощи подушечки, или скопления маленьких клеток, обыкновенно лишенных хлорофилла, которые поочередно становятся более тургесцентными на различных сторонах, причем это увеличение тургора не сопровождается ростом, за исключением очень молодых растений. Подушечка, повидимому, образуется (как показано выше) из группы клеток, прекративших свой рост в очень раннем возрасте, и поэтому не отличается существенно от окружающих тканей. Семядоли некоторых видов Trifolium снабжены подушечкой, другие же лишены ее; то же самое наблюдается и у листьев рода Sida. У того же рода наблюдаются также постепенные переходы в степени развития подушечек. У Nicotiana мы встречаемся с образованием, которое, вероятно, можно рассматривать как начало развития подушечки. Как можно видеть из многочисленных диаграмм, приведенных в этой главе, характер движения почти одинаков, независимо от присутствия или отсутствия подушечек. Заслуживает упоминания, что при наличии подушечек восходящие и нисходящие линии обычно не совпадают, так что снабженные ими листья обыкновенно описывают эллипсы как в молодом возрасте, так и в более позднем, когда они уже совершенно перестали расти. Тот факт, что описываются именно эллипсы, показывает, что попеременное усиление тургора клеток происходит не точно на противоположных сторонах подушечки, что относится и к усиленному росту, обусловливающему движения листьев, лишенных подушечки. При наличии подушечки, никтитропические движения продолжаются в течение значительно большего периода, чем при отсутствии ее. Это было доказано на многих примерах для семядолей, а Пфеффер сообщил о своих наблюдениях над тем же явлением и у листьев. Мы видели, что лист *Mimosa pudica* продолжал совершать обычные движения, хотя и в несколько более простом виде, вплоть до увядания и отмирания. Можно прибавить, что несколько листочков *Trifolium pratense* оставались приколотыми булавками в раскрытом состоянии 10 дней, но в первый же вечер после того, как они были освобождены, они поднялись вверх и заснули обычным образом. Кроме большой продолжительности движений, происходящих при помощи подушечки (что, повидимому, и является конечной причиной ее развития), по замечанию Пфеффера, ночное вращательное движение также свойственно почти исключительно листьям, имеющим подушечки.

Очень распространенным правилом является то, что первый настоящий лист, хотя и может несколько отличаться по форме от листьев взрослого растения, однако, спит подобно последним. И это происходит совершенно независимо от того, спят или нет сами семядоли, и спят ли они так же, как листья. Однако у *Phaseolus Roxburghii* первые листья с одним листочком поднимаются ночью настолько, что их почти можно назвать спящими, между тем как листочки вторичных трехраздельных листьев ночью вертикально опускаются. На молодых экземплярах *Sida rhombaefolia*, имевших только несколько дюймов в высоту, листья не спали, хотя и на несколько более старых растениях они поднимались ночью вертикально вверх. С другой стороны, на очень молодых растениях *Cytisus fragrans* листья спали заметным образом, в то время как на старых и мощных кустах в оранжерее листья не обнаруживали ясных никтитропических движений. У рода Lotus базальные, похожие на прилистники листочки ночью поднимаются вертикально вверх и снабжены подушечками.

Мы уже говорили, что если листья и листочки меняют ночью свое положение в значительной степени и путем сложных движений, то едва ли можно сомневаться в том, что эти движения каким-то образом должны оказывать на растение благодетельное влияние. Если это так, то мы можем распространить то же заключение на большое число спящих растений. Ибо наиболее сложные и наиболее простые никтитропические движения связаны между собою тончайшими переходами. Однако по причинам, указанным в начале этой главы, в некоторых случаях невозможно решить, следует или нет называть определенные движения никтитропическими. Вообще, положение, которое листья занимают ночью, указывает с достаточною ясностью, что приобретаемая таким образом выгода заключается в защите их верхних поверхностей от лучеиспускания в окружающее пространство, а во многих случаях и во взаимной защите всех частей от холода путем их тесного сближения между собою. Следует вспомнить, что в предыдущей главе было доказано, что листья, принужденные оставаться ночью в горизонтально распростертом состоянии, страдали от лучеиспускания значительно больше, чем листья, имевшие возможность принять свое нормальное вертикальное положение.

Тот факт, что листья некоторых растений не засыпают ночью, если они не были хорошо освещены в течение дня, заставлял нас некоторое время сомневаться в том, во всех ли случаях защита их верхних поверхностей от лучеиспускания являлась основной причиной их хорошо выраженных никтитропических движений. Однако мы не имели никаких оснований предполагать, что освещение под открытым небом, даже и в наиболее пасмурный день, может быть недостаточным для этой цели. Кроме того, мы должны иметь в виду, что листья, которые находятся в тени вследствие своего положения на нижней части растения и которые иногда не спят, в то же время защищены ночью от полного лучеиспускания. Тем не менее, мы не намерены отрицать, что могут существовать случаи, когда листья значительно изменяют ночью свое положение, не извлекая из этих движений никакой выгоды.

Хотя у спящих растений пластинки почти всегда принимают ночью вертикальное или почти вертикальное положение, однако к зениту может совершенно безразлично направляться как верхушка, так и основание или один из боковых краев. Широко распространено правило, что если только существует какое-либо различие в степени экспонирован-

ности для лучеиспускания между верхней и нижней поверхностями листьев и листочков, то наименее экспонированной является верхняя поверхность, как это можно видеть у Lotus, Trifolium, Cytisus и др. родов. У некоторых видов Lupinus листочки не принимают и, повидимому, вследствие своей структуры не могут принимать ночью вертикального положения, и соответственно этому их верхние поверхности, хотя и имеющие большой наклон, экспонированы более, чем нижние. Здесь мы имеем исключение из нашего правила. Однако у других видов этого рода листочкам удается принять вертикальное положение, что осуществляется при помощи очень необычного движения, а именно, путем движения листочков на противоположных сторонах одного и того же листа в противоположных направлениях.

Другое очень распространенное правило заключается в том, что когда листочки приходят в *тесное* соприкосновение один с другим, то это происходит с их верхними поверхностями, которые оказываются таким образом наилучше защищенными. В некоторых случаях это может быть прямым результатом их подъема вертикально вверх. Однако, когда листочки Cassia поворачиваются таким удивительным образом, опускаясь вниз, то, очевидно, это происходит именно для защиты их верхних поверхностей, и для той же цели конечный листочек Melilotus поворачивается и движется в одну сторону, пока не встретит бокового листочка на той же стороне. Когда супротивные листья или листочки опускаются вертикально вниз, не поворачиваясь, то их нижние поверхности сближаются одна с другою и приходят иногда в соприкосновение; однако это является прямым и неизбежным результатом их положения. У многих видов Oxalis нижние поверхности соседних листочков прижимаются одна к другой и таким образом защищаются лучше, чем верхние. Однако это зависит только от того, что каждый листочек, чтобы получить возможность опуститься вертикально вниз, складывается на ночь. Скручивание или поворачивание листьев и листочков, происходящее в столь многих случаях, повидимому, всегда служит для тесного сближения их верхних поверхностей между собою или с другими частями растения, для их взаимной защиты. Лучше всего мы видим это на таких примерах, как Arachis, *Mimosa albida* и Marsilea, у которых все листочки образуют ночью один вертикальный пучок. Если бы у *Mimosa pudica* противоположные листочки двигались только вверх, то их верхние поверхности приходили бы в соприкосновение и были бы хорошо защищены. Но в действительности все они движутся затем к верхушке листа, и таким образом защищенными оказываются не только их верхние поверхности, но и отдельные пары листочков, которые располагаются черепицеобразно и взаимно защищают одна другую, равно как и черешки. Это черепицеобразное расположение листочков спящих растений представляет собой обыкновенное явление.

Никтитропическое движение пластинки обыкновенно осуществляется путем изгиба верхней части черешка, которая часто видоизменена в подушечку; короткий же черешок может быть весь видоизменен таким образом. Однако иногда изгибается или движется и сама пластинка, удивительный пример чего представляет Bauhinia, у которой ночью обе половинки листа поднимаются и приходят в тесное соприкосновение. Могут также двигаться одновременно и пластинка и верхняя часть черешка. Кроме того, черешок в целом ночью обыкновенно либо поднимается, либо опускается. Иногда это движение достигает больших размеров. Так, черешки *Cassia pubescens* днем стоят лишь немного выше

горизонта, ночью же поднимаются почти или совсем отвесно вверх. Черешки молодых листьев *Desmodium gyrans* ночью также поднимаются вертикально вверх. С другой стороны, у Amphicarpaea черешки некоторых листьев опускались ночью вниз на целых 57°; у Arachis они опускались на 39° и тогда стояли под прямым углом к стеблю. Обыкновенно при измерении подъема или опускания нескольких черешков на одном и том же растении интенсивность их оказывалась весьма различной. В значительной мере это определяется возрастом листа: например, черешок одного умеренно старого листа *Desmodium gyrans* поднимался всего на 46°, между тем как молодые черешки поднимались вертикально вверх; черешок молодого листа *Cassia floribunda* поднимался на 41°, тогда как черешок более старого листа поднимался всего на 12°. Еще более замечателен тот факт, что возраст растения иногда сильно влияет на размеры движения. Так, у нескольких молодых проростков Bauhinia черешки поднимались ночью на 30 и на 34°, между тем как черешки тех же растений, выросших до высоты 2 или 3 футов, едва двигались. Положение листьев на растении, поскольку оно определяется светом, повидимому, также влияет на интенсивность движения черешка, ибо никакой другой причиной нельзя было объяснить, почему черешки некоторых листьев *Melilotus officinalis* поднимались ночью на целых 59°, другие же только на 7 и 9°.

У многих растений черешки двигаются ночью в одном направлении, а листочки в прямо противоположном. Так, у трех родов Phaseoleae листочки двигались ночью вертикально вниз, черешки же у двух из них поднимались, тогда как у третьего они опускались. Виды одного и того же рода часто весьма различаются движениями своих черешков. Даже на одном и том же экземпляре *Lupinus pubescens* некоторые из черешков ночью поднимались на 30°, другие только на 6°, а остальные опускались на 4°. Листочки *Cassia Barclayana* двигались ночью так слабо, что их нельзя было назвать спящими, но все же черешки некоторых молодых листьев поднимались на целых 34°. Эти несколько фактов, повидимому, указывают, что движения черешков не преследуют какой-либо специальной цели, хотя с подобными заключениями вообще не следует спешить. Когда листочки опускаются ночью вертикально вниз, а черешки, как это часто бывает, поднимаются, то очевидно, что восходящее движение последних не помогает листочкам принимать их ночное положение, ибо им приходится передвигаться на большее угловое расстояние, чем это было бы необходимо в ином случае.

Однако, несмотря на только что сказанное, есть серьезные основания подозревать, что в некоторых случаях подъем черешков, когда он происходит в значительных размерах, благоприятно влияет на растение, уменьшая поверхность, экспонируемую ночью для лучеиспускания. Если читатель сравнит два изображения (рис. 155, стр. 394) *Cassia pubescens*, срисованные с фотографий, то он увидит, что диаметр растения ночью составляет всего около одной трети его диаметра днем, и следовательно, поверхность лучеиспускания приблизительно в девять раз меньше. Подобное же заключение можно вывести и на основании изображений (рис. 149, стр. 387) бодрствующей и спящей веточек *Desmodium gyrans*. То же самое в весьма резко выраженной форме наблюдалось у молодых растений Bauhinia и у *Oxalis Ortegesii*.

К такому же заключению мы пришли относительно движений вторичных черешков некоторых перистосложных листьев. Доли перистосложных листьев *Mimosa pudica* на ночь сходятся, так что расположен-

ные черепицеобразно и сомкнутые листочки каждой отдельной дольки листа собираются вместе в один плотный пучок и взаимно защищают друг друга, благодаря чему лучеиспусканию подвергается несколько меньшая поверхность. У *Albizzia lophantha* доли листа закрываются таким же образом. Хотя перистосложные доли листа *Acacia Farnesiana* не сильно сближаются, все же они опускаются вниз. У *Neptunia oleracea* они также движутся вниз и в то же время назад, к основанию листа, между тем как главный черешок поднимается. Далее, у Schrankia перистосложные листочки на ночь опускаются. Хотя в этих трех последних случаях перистосложные доли листа ночью не защищают взаимно одна другую, все же, опустившись вниз, они, подобно свисающему спящему листу, выставляют к зениту значительно меньшую лучеиспускающую поверхность, чем если бы они оставались в горизонтальном положении.

Каждый, кому не приходилось продолжительное время наблюдать за спящим растением, естественно может предположить, что листья движутся только вечером — засыпая, и утром — пробуждаясь. Однако это было бы большим заблуждением, ибо мы не нашли ни одного исключения из правила, что спящие листья продолжают двигаться в течение всех двадцати четырех часов. Впрочем, засыпая и пробуждаясь, они движутся более быстро, чем в другое время. Что днем они не остаются на одном месте, показывают все приведенные диаграммы и еще многие другие, которые были зарисованы. Наблюдать движения листьев среди ночи затруднительно, однако в нескольких случаях это было сделано. Чертежи движений были сделаны в первую половину ночи в опытах с Oxalis, Amphicarpaea, двумя видами Erythrina, одним Cassia, Passiflora, Euphorbia и Marsilea. Было найдено, что заснувшие листья находятся в постоянном движении. Однако, когда супротивные листочки ночью приходят в тесное соприкосновение один с другим или со стеблем, то, по нашему мнению, их движение механически задерживается. Впрочем, это обстоятельство не было исследовано в достаточной степени.

Если движения спящих листьев зарисовываются в течение двадцати четырех часов, то восходящие и нисходящие линии не совпадают, разве только случайно и на небольшом расстоянии; таким образом, у многих растений в течение каждых двадцати четырех часов описывается один большой эллипс. Такие эллипсы обыкновенно узки и направлены вертикально, ибо расстояние, проходимое в стороны, невелико. Что некоторое боковое движение имеет место, на это указывает несовпадение восходящих и нисходящих линий. Иногда, как у *Desmodium gyrans* и *Thalia dealbata*, оно было выражено сильно. У Melilotus эллипсы, описываемые конечным листочком в течение дня, вытянуты в боковом направлении, а не вертикально, как это бывает обыкновенно. Этот факт стоит, очевидно, в связи с тем, что конечный листочек, засыпая, движется в стороны. У большинства спящих растений листья колеблются в течение двадцати четырех часов вверх и вниз более одного раза, так что часто за это время описываются два эллипса, один умеренной величины, а другой очень большой, включающий и ночное движение. Например, лист, который ночью направлен вертикально вверх, утром будет опускаться, затем значительно поднимется, снова опустится после полудня, а вечером опять поднимется и примет свое вертикальное ночное положение. Таким образом, он опишет в течение двадцати четырех часов два эллипса неравной величины. Другие растения описывают

в течение того же времени три, четыре или пять эллипсов. Иногда длинные оси нескольких эллипсов проходят в различных направлениях, хороший пример чего мы имеем у *Acacia Farnesiana*. Следующие примеры дают представление о скорости движения: *Oxalis acetosella* описала два эллипса, каждый в течение 1 часа 25 минут, *Marsilea quadrifoliata* — один эллипс за 2 часа, *Trifolium subterraneum* — за 3 часа 30 минут и *Arachis hypogaea* — за 4 часа 50 минут. Однако число эллипсов, описанных в течение данного промежутка времени, сильно зависит от состояния растения и от условий, в которых оно находится. Часто случается, что в течение одного дня описывается один единственный эллипс, а в течение следующего — два. *Erythrina corallodendron* в первый день наблюдения описала четыре эллипса, а на третий всего один, что, повидимому, явилось следствием недостаточного освещения и, быть может, недостаточно высокой температуры. Однако у различных видов одного и того же рода имеется, повидимому, и внутренняя тенденция описывать в течение двадцати четырех часов различное количество эллипсов: листочки *Trifolium repens* описывали в течение этого времени только один, листочки *T. resupinatum* - два и листочки *T. subterraneum* — три эллипса. Далее, листочки *Oxalis Plumierii* описывали один эллипс, листочки *O. bupleurifolia* — два, листочки *O. Valdiviana* — два или три, листочки же *O. acetosella* — по меньшей мере пять в течение двадцати четырех часов.

Линия, по которой следует верхушка листа или листочка, описывая в течение дня один или большее число эллипсов, часто бывает зигзагообразной либо на всем своем протяжении, либо же только утром и вечером: Robinia представляет пример зигзагообразного движения, ограниченного утренним временем, а подобное же вечернее движение показано на диаграмме (рис. 126), изображающей движение Sida. Величина проходимого зигзагами пути сильно зависит от того, находится ли растение при вполне благоприятных условиях. Однако, если точки, отмечающие положение верхушки, ставить через значительные промежутки времени, то даже при самых благоприятных условиях путь, полученный после соединения этих точек, будет еще сравнительно простым, хотя число эллипсов и увеличится. Если же точки ставятся через каждые две или три минуты и затем соединяются, то в результате все линии часто оказываются сильно зигзагообразными, причем образуется также много небольших петель, треугольников и других фигур. Это явление показано в двух частях диаграммы (рис. 150) движений *Desmodium gyrans*. *Strephium floribundum*, наблюдения над которым велись при высокой температуре, сделал несколько небольших треугольников, каждый в течение 43 минут. *Mimosa pudica*, над которой производились такие же наблюдения, описала три небольших эллипса в 67 минут. Кончик же одного листочка проходил в секунду $^1/_{500}$ дюйма, т. е. 0,12 дюйма в минуту. Листочки Averrhoa производили бесчисленное количество небольших колебаний, если температура была высокая и светило солнце. Зигзагообразное движение во всех случаях можно рассматривать как попытку образовать небольшие петли, которые вытягиваются благодаря преимущественному движению в одном каком-либо направлении. Быстрое вращение маленьких боковых листочков Desmodium относится к той же категории движений, происходящих с несколько большей скоростью и амплитудой. Движения толчками, с небольшим продвижением вперед и еще меньшим назад, повидимому, не в точности по одной и той же линии, наблюдаемые под микроскопом

у гипокотиля капусты и листьев Dionaea, вероятно, все относятся сюда же. Можно думать, что здесь мы имеем дело с превращением в движение энергии, освобождающейся при непрерывных химических изменениях, происходящих в тканях. Наконец, следует отметить, что листочки, а вероятно, и некоторые листья, описывая свои эллипсы, часто слегка вращаются около своих осей, так что плоскость листа бывает сначала направлена в одну, а затем в другую сторону. Это было ясно видно при наблюдениях над большими конечными листочками Desmodium, Erythrina и Amphicarpaea и, вероятно, свойственно всем листочкам, снабженным подушечкой.

Что касается периодичности движений спящих листьев, то Пфеффер * так ясно показал ее зависимость от суточного чередования света и темноты, что говорить об этом больше нет никакой необходимости. Но мы хотим напомнить о поведении Mimosa на севере, где солнце не заходит, и о полном нарушении нормального хода суточных движений при искусственном освещении и затемнении. Мы показали также, что хотя листья, подвергнутые затемнению в течение не очень большого промежутка времени, продолжают нутировать по кругу, все же периодичность их движений вскоре сильно нарушается или совершенно исчезает. Нельзя предполагать, что присутствие или отсутствие света является прямой причиной движений, ибо они поразительно разнообразны даже у листочков одного и того же листа, хотя все они экспонированы, конечно, одинаковым образом. Движения зависят от внутренних причин и имеют приспособительную природу. Чередование света и темноты только как бы указывает листьям, что для них наступило время двигаться определенным образом. На основании наблюдений над несколькими растениями (Tropaeolum, Lupinus и др.), засыпающими только в том случае, если они были хорошо освещены в течение дня, мы можем сделать заключение, что не уменьшение света вечером, а контраст между количеством его в эту пору и в течение первой половины дня побуждает листья видоизменять свою обычную круговую нутацию.

Так как листья большинства растений принимают свойственное им дневное положение утром, хотя бы свет и был исключен, и так как листья некоторых растений продолжают двигаться нормальным образом в темноте в течение целого дня, то мы можем заключить, что периодичность их движений в известной степени является унаследованной.** Сила этой унаследованности у различных видов весьма неодинакова и, повидимому, подвержена изменениям: ведь растения были введены в наши сады и теплицы изо всех частей света и если бы их движения были совершенно точно фиксированы в отношении чередования дня и ночи, то в нашей стране они спали бы в весьма различные часы, чего в действи-

* «Die periodischen Bewegungen der Blattorgane», 1875, стр. 30 и в других местах.

** Пфеффер отрицает такую унаследованность. Он относит («Die period. Bewegungen», S. 30—56) периодичность, которая проявляется в темноте в течение одного или двух дней, за счет «Nachwirkung», т. е. последействия света и темноты. Но мы не можем согласиться с ходом его рассуждений. Для объяснения таких движений действием этой причины, повидимому, не больше оснований, чем, например, для объяснения унаследованной привычки озимой и яровой пшеницы лучше всего расти не в одно время года, ибо это свойство через несколько лет теряется, подобно тому, как через несколько дней нарушается правильный ход движений листьев в темноте. Несомненно, продолжительное возделывание родительских растений в различных климатических условиях должно оказать некоторое влияние на семена, однако никто, вероятно, не будет называть это «последействием» климатических условий.

тельности не бывает. Более того, было установлено, что на своей родине спящие растения меняют время своего сна с изменением времени года. *

Обратимся теперь к систематическому списку (стр. 360). Он содержит названия всех известных нам спящих растений, хотя, несомненно, является очень неполным. Можно прежде всего сказать, что, как общее правило, все виды одного и того же рода спят приблизительно одинаково. Однако имеются и некоторые исключения: в нескольких больших родах, включающих много видов спящих растений (например, Oxalis), некоторые другие виды не спят. Один вид Melilotus спит подобно Trifolium и, следовательно, совершенно иначе, чем другие виды того же рода. То же наблюдается и у одного вида Cassia. У рода Sida листья ночью либо поднимаются, либо опускаются, а у Lupinus они спят тремя различными способами. Возвращаясь к списку, в качестве первого пункта, обращающего наше внимание, находим, что среди Leguminosae (и притом почти в каждом из подсемейств бобовых) имеется значительно больше спящих родов, чем во всех других семействах, взятых вместе. Мы пытались связать этот факт с большой подвижностью стеблей и листьев в этом семействе, на что указывает значительное число лазящих видов, которые оно содержит. За Leguminosae идут Malvaceae с несколькими близко родственными семействами. Однако значительно более важной особенностью списка является то, что мы встречаем спящие растения в 28 семействах во всех больших отделах явнобрачных и в одном отделе тайнобрачных. Далее, хотя представляется вероятным, что у Leguminosae тенденция ко сну могла быть унаследована от одного или нескольких предков, и то же самое, возможно, имело место в отрядах Malvales и Chenopodiales, все же очевидно, что различные роды других семейств должны были приобрести эту тенденцию совершенно независимо один от другого. Отсюда естественно возникает вопрос, как это могло произойти? Правильный ответ, несомненно, сводится к тому, что никтитропические движения листьев возникли на основе их способности нутировать по кругу, — способности, свойственной всем растениям и всегда готовой к развитию или видоизменению в полезную для растения сторону.

В предыдущих главах было показано, что листья и семядоли всех растений непрерывно двигаются вверх и вниз, обыкновенно на незначительное, а иногда и на большое расстояние, и что в течение двадцати четырех часов они описывают один или несколько эллипсов. Кроме того, чередование дня и ночи действует на них настолько, что обыкновенно или, по крайней мере, часто, они перемещаются периодически на небольшое расстояние. Здесь мы имеем основание для развития более значительных никтитропических движений. Не подлежит сомнению, что движения листьев и семядолей, которые не спят, относятся к группе круговых нутационных движений, ибо они весьма сходны с движениями гипокотилей, эпикотилей, стеблей взрослых растений и различных других органов. Если мы теперь возьмем наиболее простой пример спящего листа, то мы увидим, что он описывает за двадцать четыре часа один простой эллипс, который напоминает эллипс, описываемый неспящим листом, во всех отношениях, за исключением того, что он имеет значительно бо́льшие размеры. В обоих случаях пройденный путь часто зигзагообра-

* Pfeffer, ibid., S. 46.

зен. Так как все неспящие листья непрестанно нутируют по кругу, то мы должны заключить, что по крайней мере часть восходящего и нисходящего движения спящего листа обусловлена обыкновенной круговой нутацией. Относить же остальное движение к совсем иной категории явлений было бы, повидимому, совершенно произвольным. У многих лазящих растений описываемые ими эллипсы значительно увеличены для иной цели, а именно для схватывания подпорки. У этих лазящих растений различные нутирующие по кругу органы настолько видоизменились в смысле их отношения к свету, что, в отличие от всех обыкновенных растений, они не изгибаются в сторону освещения. У листьев спящих растений скорость и амплитуда движений, связанных с действием света, видоизменилась настолько, что с уменьшением силы света вечером и с увеличением ее утром они двигаются в определенном направлении более быстро, чем в другие часы.

Однако листья и семядоли многих неспящих растений двигаются значительно сложнее, чем в только что упомянутых случаях, ибо в течение дня они описывают два, три и больше эллипсов. Если бы теперь какое-нибудь растение этого типа превратилось в спящее, то у одного из нескольких эллипсов, ежедневно описываемых каждым листом, одна его сторона вечером сильно возрастала бы в длину, пока лист не принял бы вертикального положения, после чего он продолжал бы нутировать по кругу вокруг одного и того же места. На следующее утро сторона другого эллипса должна была бы таким же образом возрасти в длину, чтобы лист снова мог принять дневное положение, в котором он нутировал бы по кругу до вечера. Если читатель посмотрит, например, на диаграмму (рис. 142, стр. 380), представляющую никтитропические движения конечного листочка *Trifolium subterraneum*, и при этом вспомнит, что изогнутые прерывистые линии в верхней части диаграммы должны быть продолжены значительно дальше вверх, то он увидит, что большой подъем вечером и большое опускание утром вместе составляют большой эллипс, подобный одному из эллипсов, описанных в течение дня и отличающихся только по величине. Или же пусть он посмотрит на диаграмму (рис. 103, стр. 304) $3^1/_2$ эллипсов, описанных в течение 6 часов 35 минут листом *Lupinus speciosus*, одного из неспящих видов этого рода; он увидит, что если просто продолжить вверх линию, которая уже поднималась поздним вечером, и снова опустить ее на следующее утро, то диаграмма будет представлять движения спящего растения.

Если у тех спящих растений, которые описывают днем несколько эллипсов и движутся по сильно зигзагообразной линии, часто делая на своем пути маленькие петли, треугольники и т. п., если у этих растений, как только один из эллипсов начинает вечером сильно возрастать в размерах, ставить точки через каждые 2 или 3 минуты и затем их соединить, то полученная линия оказывается почти совсем прямой, составляя резкий контраст с линиями, описанными днем. Это наблюдалось у *Desmodium gyrans* и *Mimosa pudica*. Кроме того, у этого последнего растения перистосложные доли листа вечером сближаются в результате длительного движения в одном направлении, в то время как в течение дня они непрерывно сходятся и расходятся на небольшом пространстве. Во всех таких случаях, наблюдая различие в дневном и вечернем движении, нельзя было не прийти к мысли, что вечером растение экономит расходуемую силу, не двигаясь в стороны, и что вся его энергия затрачивается теперь на быстрое достижение надлежащего ночного положения путем движения по прямой линии. В некоторых других слу-

чаях, например, когда лист, описав в течение дня один или больше довольно правильных эллипсов, делает вечером много зигзагов, энергия, повидимому, расходуется так, чтобы большой вечерний подъем и опускание совпали с периодом дня, подходящим для этого движения.

Наиболее сложное из всех движений, производимых спящими растениями, заключается в том, что листья или листочки, описав днем несколько вертикально направленных эллипсов, вечером сильно поворачиваются около своих осей и принимают на ночь, благодаря этому вращательному движению, положение, совершенно отличное от дневного. Например, конечные листочки Cassia вечером не только двигаются вертикально вниз, но и поворачиваются, так что их нижние поверхности обращаются наружу. Такие движения наблюдаются исключительно или почти исключительно у листочков, снабженных подушечкой. Однако это закручивание не является новым типом движения, возникшим исключительно для сна. Как было показано, некоторые листочки, описывая в течение дня обычные эллипсы, немного поворачиваются, заставляя свои пластинки обращаться сначала в одну сторону, а затем в другую. Хотя не трудно представить, как слабые периодические движения листьев в вертикальной плоскости могут превратиться в более сильные, но еще простые никтитропические движения, однако мы не знаем в настоящее время, путем каких постепенных переходов были приобретены более сложные движения, производимые закручиванием подушечек. Вероятное объяснение можно было бы дать в каждом случае лишь после ближайшего исследования движений у всех родственных форм.

На основании изложенных здесь фактов и соображений мы можем заключить, что никтитропизм, или сон листьев и семядолей, является только видоизменением их обыкновенного кругового нутационного движения, регулируемым в отношении своей периодичности и амплитуды чередованиями света и темноты. Достигаемая цель заключается в защите верхних поверхностей листьев от ночного лучеиспускания, зачастую в соединении со взаимной защитой различных частей путем их тесного сближения. В таких случаях, как с листочками Cassia, с конечными листочками Melilotus, всеми листочками Arachis, Marsilea и др., — мы имеем обыкновенную круговую нутацию, видоизмененную до такой крайней степени, какая только известна нам среди различных больших групп видоизмененных круговых нутаций. Рассматривая происхождение никтитропизма с этой точки зрения, легко понять, как могло случиться, что немногие растения, широко распределенные по всей системе сосудистых, оказались способными приобрести привычку помещать ночью пластинки своих листьев вертикально, т. е. спать, — факт, иначе необъяснимый.

Листья некоторых растений совершают днем такие движения, которые получили несоответствующее случаю название дневного сна: когда они ярко освещены солнцем, то направляют к нему свои края. К таким случаям мы возвратимся в следующей главе о гелиотропизме. Было показано, что у одной формы *Porlieria hygrometrica,* если растение скудно снабжается водой, листочки остаются сомкнутыми в течение дня так же, как и в состоянии сна, что служит ему, повидимому, для уменьшения испарения. Нам известен еще лишь один аналогичный случай, а именно, у некоторых Gramineae, которые, согласно опи-

*27

санию Дюваль-Жува,* находясь на солнце и в сухой атмосфере, загибают внутрь края своих узких листьев. Аналогичное явление мы наблюдали также у *Elymus arenareus*.

Имеется другое движение, которое со времени Линнея обыкновенно называют сном, а именно движение лепестков многих цветов, закрывающихся на ночь. Эти движения были успешно исследованы Пфеффером, который показал (как впервые было установлено Гофмейстером), что они вызываются или регулируются в большей мере температурой, чем чередованием света и темноты. Хотя эти движения и должны защищать репродуктивные органы от лучеиспускания ночью, все же не это является, повидимому, их главной функцией, а скорее защита этих органов от холодных ветров и особенно от дождя в течение дня. Последнее представляется вероятным, так как Кернер ** показал, что во многих случаях той же самой цели служит совершенно иной тип движения, а именно, изгиб вниз верхней части цветоножки. Кроме того, закрывание цветов должно оградить их от ночных насекомых, которые могут быть плохо приспособлены для их оплодотворения, а также от хорошо приспособленных насекомых в периоды, когда температура не благоприятствует оплодотворению. Являются ли эти движения лепестков, что вероятно, видоизмененной нутацией, мы не знаем.

Эмбриология листьев. — Попутно в этой главе было приведено несколько фактов, которые могут быть отнесены к эмбриологии листьев. У большинства растений первый лист, развивающийся после семядолей, очень похож на листья, развивающиеся на взрослом растении, однако, это имеет место не всегда. У некоторых видов Drosera, например у *D. Capensis*, первый лист значительно отличается по форме от листьев, развившихся на взрослом растении, и очень напоминает листья *D. rotundifolia*, на что указал нам проф. Уильямсон из Манчестера. Первый настоящий лист дикого терновника, или Ulex, не бывает узким и колючим, как более старые листья. С другой стороны, у многих бобовых растений, например Cassia, *Acacia lophantha* и др., первый лист имеет в основном тот же характер, что и более старые листья, за исключением того, что он несет меньше листочков. У Trifolium первый лист обыкновенно имеет вместо трех всего один листочек, который по форме несколько отличается от соответствующего листочка более старых листьев. Далее, у *Trifolium Pannonicum* первый настоящий лист имел у некоторых проростков один листочек, у других же все три. А между этими двумя крайностями наблюдались все типы переходов, причем у некоторых проростков с одним листочком последний был более или менее глубоко надрезан с одной или с обеих сторон, другие же имели один дополнительный вполне развитый боковой листочек. Здесь мы имеем, таким образом, редкую возможность наблюдать, как структура, свойственная более взрослому возрасту, постепенно вторгается и заменяет собой структуру, свойственную более раннему или эмбриональному состоянию.

У рода Melilotus, близко родственного роду Trifolium, первый лист имеет всего один листочек, который поворачивается ночью около своей оси, обращая один боковой край к зениту. Поэтому, как показали на-

* «Annales des Sc. Nat. (Bot.)», 1875, tome I, pp. 326—329.
** «Die Schutzmittel des Pollens», 1873, S. 30—39.

блюдения над 15 видами, он спит подобно конечному листочку взрослого растения и совершенно иначе, чем соответствующий листочек Trifolium, который просто изгибается вверх. Интересен факт, что у одного из этих 15 видов, а именно, у *M. Taurica* (и в меньшей степени у двух других), листья, выросшие на молодых побегах, развившихся на растениях, которые были обрезаны и находились в течение зимы в горшках в теплице, спали подобно листьям Trifolium, между тем как листья на вполне выросших ветках тех же самых растений спали позже нормально, подобно листьям Melilotus. Если бы молодые побеги, вырастающие из почвы, можно было считать новыми индивидуумами, имеющими в известной степени природу проростков, то своеобразный способ сна их листьев можно было бы рассматривать как эмбриологическую особенность, являющуюся, вероятно, результатом того, что Melilotus произошел от некоторой формы, которая спала подобно Trifolium. Эта точка зрения отчасти подкрепляется тем, что листья на старых и молодых веточках другого вида, *M. Messanensis* (не включенного в упомянутые выше 15 видов), всегда спят подобно листьям Trifolium.

Первый настоящий лист *Mimosa albida* состоит из простого черешка, часто несущего три пары листочков, которые все имеют приблизительно одинаковую величину и одну и ту же форму. Второй лист значительно отличается от первого и напоминает лист взрослого растения (см. рис. 159, стр. 400), ибо он состоит из двух перистосложных долей, из которых каждая имеет две пары листочков, причем внутренний базальный листочек отличается очень малыми размерами. Однако у основания каждой доли перистосложного листа есть пара крошечных зубчиков, очевидно, рудиментарных листочков, ибо они имеют неодинаковую величину, подобно двум следующим листочкам. Эти рудименты являются в известном смысле эмбриональными образованиями, ибо они существуют лишь у молодого листа, отпадая и исчезая, как только лист достигнет полной зрелости.

У *Desmodium gyrans* два боковые листочка значительно меньше, чем соответствующие листочки у большинства видов этого большого рода. Кроме того, они варьируют по положению и величине; один или оба иногда отсутствуют; они не спят подобно вполне развитым листочкам. Их можно поэтому считать почти рудиментарными. Согласно с общими принципами эмбриологии, они должны быть более постоянно и полно развиты у очень молодых, чем у старых растений. Однако этого не бывает, ибо они совершенно отсутствуют у некоторых молодых проростков и не появляются до тех пор, пока на растении не разовьется от 10 до 20 листьев. Этот факт заставляет подозревать, что *D. gyrans* произошел через форму с одним листочком (несколько таких существует) от вида с трехраздельными листьями и что маленькие боковые листочки появляются вновь в результате реверсии. Как бы там ни было, интересен факт, что подушечки, или органы движения, этих маленьких листочков уменьшились далеко не в такой степени, как их пластинки,— если брать за образец для сравнения конечный листочек, — этот факт дает нам некоторые указания на вероятную причину их необыкновенной способности вращаться.

ГЛАВА VIII

ВИДОИЗМЕНЕННАЯ КРУГОВАЯ НУТАЦИЯ: ДВИЖЕНИЯ, ВОЗБУЖДАЕМЫЕ СВЕТОМ

Различие между гелиотропизмом и действием света на периодичность движений листьев. — Гелиотропические движения Beta, Solanum, Zea и Avena. — Гелиотропические движения в сторону слабого света у Apios, Brassica, Phalaris, Tropaeolum и Cassia. — Афелиотропические движения усиков Bignonia.— Афелиотропические движения цветоножек Cyclamen. — Зарывание плодов.— Гелиотропизм и афелиотропизм как видоизмененные формы круговой нутации. — Ступени, по которым происходит превращение одного движения в другое. — Трансверсальный гелиотропизм, или диагелиотропизм, и влияние на него эпинастии, веса органа и апогеотропизма. — Апогеотропизм, уступающий в середине дня место диагелиотропизму. — Действие тяжести пластинок семядолей. — Так называемый дневной сон. — Повреждение хлорофилла на ярком свету. — Движения для избежания яркого света.

Сакс первый ясно указал на существенное различие между действием света, видоизменяющим периодические движения листьев, с одной стороны, и вызывающим изгибание их к источнику света — с другой.* Последние, т. е. гелиотропические изгибы, определяются направлением света, в то время как периодические движения являются следствием изменений интенсивности света и не зависят от его направления. Как мы видели в последней главе, периодичность кругового нутационного движения наблюдается часто в течение некоторого времени и в темноте, между тем как гелиотропический изгиб при отсутствии света очень быстро прекращается. Тем не менее, как указывает Сакс, растения, которые вследствие долгого пребывания в темноте прекратили свои периодические движения, будучи снова выставлены на свет, способны еще гелиотропически изгибаться.

Под афелиотропизмом, или, по более употребительному выражению, под отрицательным гелиотропизмом, подразумевают то, что растение при неодинаковом освещении с двух сторон не изгибается в сторону света, как в только что упомянутых случаях, а отклоняется от него. Однако афелиотропизм, по крайней мере в хорошо выраженной форме, встречается сравнительно редко. Существует третья большая группа явлений, а именно указанные Франком явления «трансверсального гелиотропизма», который мы будем здесь называть диагелиотропизмом. Под его влиянием части растений располагаются более или менее перпендикулярно к направлению света и таким образом оказываются наилучше освещенными. Если иметь в виду конечную причину движения, то существует и четвертая группа явлений. А именно, листья некоторых растений, будучи подвергнуты действию интенсивного и вредного

* «Physiologie Vég.» (французский перевод), 1868, стр. 42, 517 и др.

для них освещения, поднимаясь, опускаясь или поворачиваясь около своей оси, располагаются так, что становятся менее освещенными. Такие движения иногда называют дневным сном. Если бы это оказалось нужным, их можно было бы назвать парагелиотропическими, и этот термин соответствовал бы другим нашим терминам.

В настоящей главе будет показано, что все движения, относящиеся к этим четырем группам, представляют собою видоизмененную круговую нутацию. Этим мы не хотим сказать, что если бы орган растения во время роста не нутировал по кругу, — хотя такое предположение совершенно невероятно, — то он не мог бы изгибаться в сторону света. Однако в действительности гелиотропизм, повидимому, всегда представляет собою видоизмененную круговую нутацию. Все виды движения относительно света должны, очевидно, происходить значительно легче, если каждая часть нутирует по кругу или поочередно изгибается во всех направлениях, так что уже существующее движение должно быть только усилено в каком-либо одном направлении и ослаблено или приостановлено в других, чтобы сделаться, смотря по случаю, гелиотропическим, афелиотропическим и т. д. В следующей главе будут приведены некоторые наблюдения над чувствительностью растений к свету, скоростью изгиба к последнему и точностью, с которой они направляются к его источнику. Позже будет установлен факт, представляющий, как нам кажется, значительный интерес, а именно, что чувствительность к свету иногда ограничена небольшой частью растения и что эта часть передает вызванное светом раздражение более отдаленным частям, заставляя их изгибаться.

Гелиотропизм. — Когда растение, обладающее сильной гелиотропической чувствительностью (виды очень отличаются один от другого в этом отношении), подвергается яркому освещению сбоку, то оно быстро изгибается к свету, и проходимый стеблем путь представляет совершенно или почти прямую линию. Но если освещение слабо или от времени до времени прерывается, а также если свет падает только в слегка косом направлении, то проходимый растением путь становится более или менее зигзагообразным. Как мы уже видели и увидим еще, такое зигзагообразное движение является результатом того, что эллипсы, петли и т. д., которые растение описало бы, если бы было освещено сверху, удлиняются или вытягиваются. В нескольких случаях мы были сильно поражены этим обстоятельством при наблюдении над круговой нутацией весьма чувствительных проростков, ненамеренно освещавшихся в более или менее косом направлении или только через последовательные промежутки времени.

Например, два молодых проростка *Beta vulgaris*, помещенные посреди комнаты с северо-восточными окнами, были закрыты все время, за исключением одной или двух минут, в течение которых продолжалось каждое наблюдение. Однако, в результате, их гипокотили изогнулись в сторону, откуда по временам доходило немного света, причем они описали линии, которые были лишь слегка зигзагообразны. Хотя при этом даже приблизительно не было описано и одного эллипса, из зигзагообразного хода линий мы все же заключили — и, как оказалось, правильно, — что их гипокотили нутировали по кругу; на следующий день эти же проростки были помещены в совершенно темную комнату, наблюдения производились каждый раз при свете небольшой восковой свечки, которую держали почти прямо над ними, а движения зарисовывались сверху на горизонтальной стеклянной пластинке, и оказалось, что гипокоти-

ли ясно нутировали по кругу (рис. 168 и рис. 39, приведенный выше на стр. 193); и все же они передвинулись на небольшое расстояние в ту сторону, где над ними держали свечу. Если мы посмотрим на эти диаграммы и предположим, что свечу держали бы с большим уклоном в одну сторону, а гипокотили, продолжая нутировать по кругу, в течение того же времени отклонились бы к свету значительно сильнее, чем в действительности, то в результате мы, очевидно, получили бы длинные зигзагообразные линии.

Далее, два проростка *Solanum lycopersicum* освещались сверху, но случайно с одной стороны доходило несколько больше света, чем с другой, и гипокотили немного изогнулись к более светлой стороне. Они двигались по зигзагообразной линии и описали на своем пути два небольших треугольника, что можно видеть на рис. 37 (стр. 192) и на другом, не приведенном здесь чертеже.

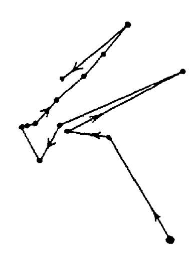


Рис. 168. *Beta vulgaris*

Круговая нутация гипокотиля, отклонившегося вследствие того, что свет падал немного сбоку; зарисовывалась на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 30 минут утра до 5 часов 30 минут вечера. Направление, в котором находилась зажженная свечка, освещавшая гипокотиль, показано линией, соединяющей первую и предпоследнюю метки. Рисунок уменьшен до одной трети первоначальной величины.

Влагалищеобразные семядоли *Zea mays* при таких же примерно условиях вели себя почти так же, как это описано нами в первой главе (стр. 201), а именно, в течение целого дня они изгибались в одну сторону, сделавши, однако, на своем пути несколько заметных отклонений. Прежде чем мы узнали, насколько сильно обыкновенная круговая нутация видоизменяется под влиянием освещения сбоку, несколько проростков овса с довольно старыми и поэтому не очень чувствительными семядолями были помещены перед северо-восточным окном, в сторону которого они изгибались целый день, описывая большие зигзаги. На следующий день они продолжали изгибаться в том же направлении (рис. 169), но зигзаги были значительно меньше. Однако между 12 часами 40 минутами и 2 часами 35 минутами дня небо покрылось необычайно темными грозовыми тучами, и было интересно наблюдать, как заметно нутировали по кругу семядоли в течение этого промежутка времени.

Предыдущие наблюдения имеют некоторую ценность, так как они были произведены тогда, когда наше внимание еще не было направлено на гелиотропизм, и привели нас к опытам над несколькими видами проростков, которые мы подвергали слабому боковому освещению с целью проследить переходы между обыкновенной круговой нутацией и гелиотропизмом. Проростки в горшках помещались на расстоянии около одного ярда перед северо-восточным окном. С боков и сверху горшки были защищены черными экранами. С задней стороны к ним имел доступ рассеянный свет комнаты, имевшей второе северо-восточное и одно северо-западное окно. Завешивая окно, перед которым стояли проростки, одною или несколькими шторами, было легко уменьшить свет настолько, что с этой стороны его доходило лишь немного больше, чем с противоположной, которая получала рассеянный свет комнаты. Поздно вечером шторы одна за другою удалялись, и так как в течение дня растения находились на очень слабом свету, то вечером они продолжали изгибаться к окну до более позднего времени, чем это имело бы место при других обстоятельствах. Большинство проростков для опытов отбирались потому, что они отличались своей высокой чувствительностью к свету, некоторые же потому, что были мало чувствительны или же сделались такими с возрастом. Движения зарисовывались обычным образом на горизонтальной стеклянной крышке, причем к гипокотилям вертикально прикреплялась тонкая стеклянная нить с маленькими бумажными треугольниками. Когда

стебель, или гипокотиль, сильно изгибался к свету, последнюю часть его пути приходилось зарисовывать на вертикальной стеклянной пластинке, параллельной окну и образующей с горизонтальной стеклянной крышкой прямой угол.

Apios graveolens. — Гипокотиль в течение нескольких часов образует прямоугольный изгиб по направлению к яркому боковому свету. Чтобы установить, насколько прямым был бы путь, по которому он следовал бы при достаточно хорошем освещении с одной стороны, в одно пасмурное и дождливое утро проростки были помещены перед юго-западным окном, и движение двух гипокотилей зарисовывалось в течение 3 часов, причем за это время они сильно изогнулись к свету. Один из этих чертежей здесь приведен (рис. 170, стр. 426) и, как можно видеть, пройденный путь представляет почти прямую линию. Однако в этом случае света было слишком много, ибо когда два проростка были помещены перед северо-восточным окном, защищенным одною обыкновенной полотняной и двумя муслиновыми занавесками, то их гипокотили все же двигались к этому довольно тусклому свету по линиям, которые были лишь слегка зигзагообразны. Но после 4 часов дня, когда света было недостаточно, линии сделались ясно зигзагообразными. Более того, один из этих проростков описал после полудня значительной величины эллипс, длинная ось которого была направлена к окну.

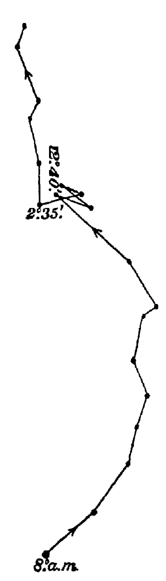


Рис. 169. *Avena sativa*

Гелиотропическое движение и круговая нутация влагалищеобразной семядоли (1½ дюйма в высоту); зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов утра до 10 часов 25 минут вечера 16 октября.

[*a.m.* — утра.]

После этого мы решили пользоваться довольно тусклым светом и поместили для начала несколько проростков перед северо-восточным окном, защищенным одной полотняной занавеской, тремя муслиновыми и одним полотенцем. Однако при этом проходило так мало света, что карандаш не отбрасывал на белый картон заметной тени, и гипокотили вовсе не изгибались к окну. За это время, от 8 часов 15 минут до 10 часов 50 минут утра, как можно видеть в А на рис. 171, гипокотили двигались зигзагами или нутировали по кругу у одного и того же места. Поэтому в 10 часов 50 минут утра полотенце было удалено и заменено двумя муслиновыми занавесками, так что теперь свет проходил через одну обыкновенную полотняную и четыре муслиновых занавески. Когда карандаш был поставлен вертикально на картон вблизи проростков, то он отбрасывал только едва различимую тень (направленную от окна). Все же этого очень небольшого излишка света с одной стороны было достаточно, чтобы гипокотили всех проростков немедленно начали изгибаться к окну по зигзагообразным линиям. Путь одного из них показан в А (рис. 171): от 10 часов 50 минут утра до 12 часов 48 минут дня он двигался к окну, после чего отклонился от него, а затем возвратился, идя приблизительно по прямой линии, т. е. между 12 часами 48 минутами и 2 часами дня он почти закончил узкий эллипс. Поздно вечером, когда свет ослабел, гипокотиль перестал изгибаться к окну и слегка нутировал по кругу вокруг одного и того же места. В течение ночи он значительно передвинулся назад, т. е. сделался более прямым вследствие апогеотропизма. Чертеж движений другого проростка дан в В [рис. 171], начиная с того момента (10 часов 50 минут утра), когда было удалено полотенце; во всех существенных отношениях он сходен с предыдущим. В этих двух случаях не может быть сомнения в том, что обыкновенное круго-

вое нутационное движение было видоизменено и превратилось в гелиотропическое.

Brassica oleracea. — При отсутствии бокового освещения гипокотиль капусты сложным образом нутирует по кругу приблизительно над одним и тем же пространством. Здесь воспроизводится рисунок (рис. 172), уже приводившийся раньше. Когда на гипокотиль действует сбоку свет умеренной силы, то он быстро движется в эту сторону, идя по прямой или почти по прямой линии. Но когда боковое освещение очень слабо, то

Рис. 170. Рис. 171.

Рис. 170. *Apios graveolens*

Гелиотропическое движение гипокотиля (0,45 дюйма в высоту) к умеренно-яркому боковому источнику света; зарисовывалось на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 30 минут утра до 11 часов 30 минут утра 18 сентября. Рисунок уменьшен до одной трети первоначального размера.

Рис. 171. *Apios graveolens*

Гелиотропическое движение и круговая нутация гипокотилей двух проростков к слабому боковому свету; зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке в течение дня. Прерывистые линии показывают их обратные ночные движения. Высота гипокотиля в A 0,5 и в B 0,55 дюйма. Рисунок уменьшен до половины первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

путь гипокотиля становится чрезвычайно извилистым и представляет собою, очевидно, видоизмененную круговую нутацию. Проростки были помещены перед северо-восточным окном, защищенным одной полотняной и одной муслиновой занавеской и одним полотенцем. Небо было пасмурно и как

только оно немного прояснилось, на время была повешена еще одна муслиновая занавеска. Таким образом, свет от окна был настолько ослаблен, что на-глаз казалось, что проростки получают изнутри комнаты больше света, чем от окна. Но в действительности это было не так, на что указывала очень слабая тень, отбрасываемая карандашом на картон. Тем не менее, этот чрезвычайно малый избыток света с одной стороны заставил гипокотили, стоявшие утром вертикально, изогнуться под прямым углом к окну, так что вечером (после 4 часов 23 минут дня) их путь пришлось зарисовывать на вертикальной стеклянной пластинке, паралелльной окну. Следует отметить, что в 3 часа 30 минут дня, когда небо потемнело, полотенце было удалено и заменено еще одной муслиновой занавеской, которая в свою очередь была удалена в 4 часа дня, между тем как другие две оставались висеть. На рис. 173 показан путь, пройденный между 8 часами 9 минутами утра и 7 часами

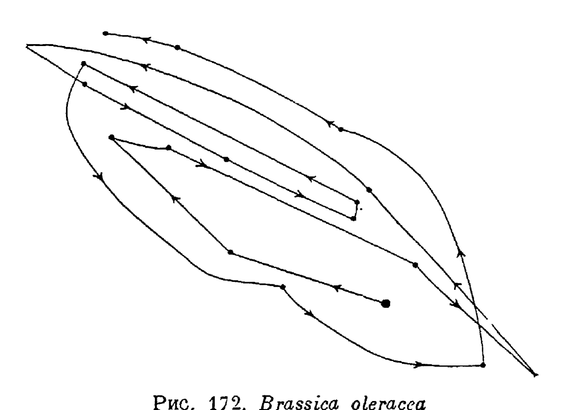


Рис. 172. *Brassica oleracea*

Обыкновенное круговое нутационное движение гипокотиля проростка.

10 минутами вечера одним из находившихся в указанных условиях гипокотилей. Следует заметить, что в течение первых 16 минут гипокотиль двигался наискось от света, что, несомненно, было обусловлено круговой нутацией его в этом направлении. Подобные случаи наблюдались несколько раз, и казалось, что тусклый свет редко давал какой-либо эффект или не давал его вовсе, пока не проходило от четверти до трех четвертей часа после начала опыта. После 5 часов 15 минут дня, когда свет ослабел, гипокотиль начал нутировать по кругу вокруг одного и того же места. Контраст между двумя рисунками (172 и 173) был бы еще более удивительным, если бы они первоначально были зарисованы в одном и том же масштабе и были одинаково уменьшены. Но движения, показанные на рис. 172, были сначала увеличены сильнее и уменьшены всего только вдвое против первоначального масштаба, в то время как движения на рис. 173 сначала были менее увеличены, а уменьшены до одной трети первоначальной величины. Сделанный одновременно с последним чертеж движений второго гипокотиля представлял весьма сходную картину. Однако он не изгибался так сильно к свету и значительно яснее нутировал по кругу.

Phalaris Canariensis. — Влагалищеобразные семядоли этого однодольного растения были избраны для опыта по той причине, что они очень чувствительны к свету и, как было показано раньше (см. рис. 49, стр. 199), хорошо нутируют по кругу. Хотя относительно результата у нас не было никаких сомне-

ний, все же сначала в одно умеренно ясное утро несколько проростков были помещены перед юго-западным окном, и движения одного из них были зарисованы. Как обычно, в течение первых 45 минут он двигался зигзагообразно. Затем он вполне воспринял действие света и в течение следующих 24 часов 30 минут двигался к нему по почти прямой линии. Чертеж не приведен, ибо он почти тождествен с чертежом, зарисованным в аналогичных обстоятельствах у Apios (рис. 170). К полудню изгиб проростка достиг наибольшей интенсивности. Затем он нутировал по кругу вокруг одного и того же места и описал два эллипса. К 5 часам дня он значительно отступил от источника света под влиянием апогеотропизма. После нескольких предварительных опытов, имевших целью установить нужную степень затемнения, несколько проростков были помещены (16 сентября) перед северо-восточным окном, причем свет проходил через одну обыкновенную полотняную и три муслиновые занавески. Карандаш, который держали у самого горшка, отбрасывал в этих условиях на белый картон очень слабую тень, направленную от окна. Вечером, в 4 часа 30 минут, а затем в 6 часов, некоторые из занавесок были удалены. На рис. 174 мы видим путь, пройденный при этих условиях одной довольно старой и не очень чувствительной семядолей, имевшей 1,9 дюйма в высоту, которая образовала сильный изгиб к свету, не достигший, однако, прямого угла. От 11 часов утра, когда небо значительно потемнело, до 6 часов 30 минут вечера движение было заметно зигзагообразным и состояло, очевидно, из вытянутых эллипсов. После 6 часов 30 минут вечера и в течение ночи проросток отклонился от окна, описав при этом кривую линию. Другой, более молодой проросток двигался к свету в течение того же времени значительно быстрее и на значительно большее расстояние по слегка лишь зигзагообразной линии. К 11 часам утра он изогнулся в этом направлении почти под прямым углом и после этого нутировал по кругу вокруг одного и того же места.

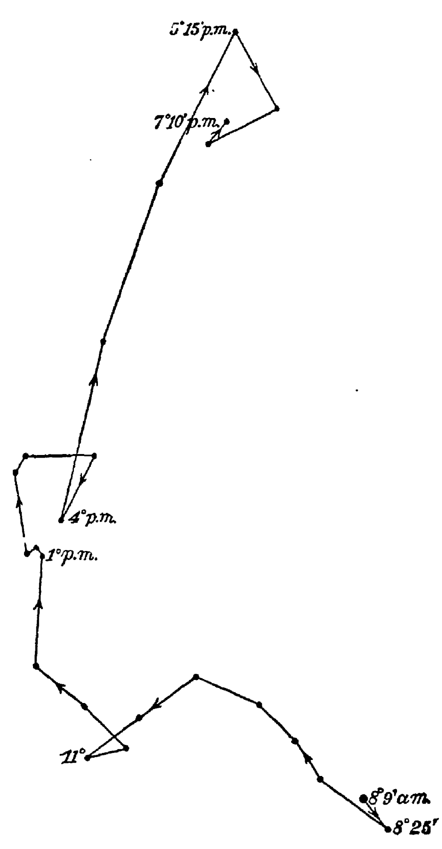


Рис. 173. *Brassica oleracea*

Гелиотропическое движение и круговая нутация гипокотиля к очень слабому боковому свету; зарисовывались в течение 11 часов, утром — на горизонтальной стеклянной пластинке и вечером — на вертикальной. Рисунок уменьшен до одной трети первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, p. *m.* — пополудни.]

Tropaeolum majus. — Несколько очень молодых проростков, имевших всего два листа и следовательно еще не достигших возраста, в котором растение становится лазящим, сначала находились перед северо-восточным окном без всякой занавески. Эпикотили изогнулись к свету так быстро, что через 3 часа

с небольшим их кончики оказались направленными к окну под прямым углом. Зарисованные линии были либо почти прямыми, либо слегка зигзагообразными. В этом последнем случае мы видим, что след круговой нутации сохранился даже при воздействии умеренно-яркого света. В то время как эти эпикотили изгибались к окну, дважды ставились метки через каждые 5 или 6 минут с целью открыть какой-либо след бокового движения, однако последнее едва ли имело место, и линии, полученные путем соединения точек, были приблизительно прямыми или только очень незначительно зигзагообразными, как и в других частях рисунков. После того как эпикотили достигли наибольшего изгиба к свету, были описаны обычным способом значительной величины эллипсы.

Рис. 174. *Phalaris Canariensis*

Гелиотропическое движение и круговая нутация довольно старой семядоли к слабому боковому свету; зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов 15 минут утра 16 сентября до 7 часов 45 минут утра 17-го. Рисунок уменьшен до одной трети первоначальной величины.

[*a.m.*— утра, *p.m.*—пополудни.]

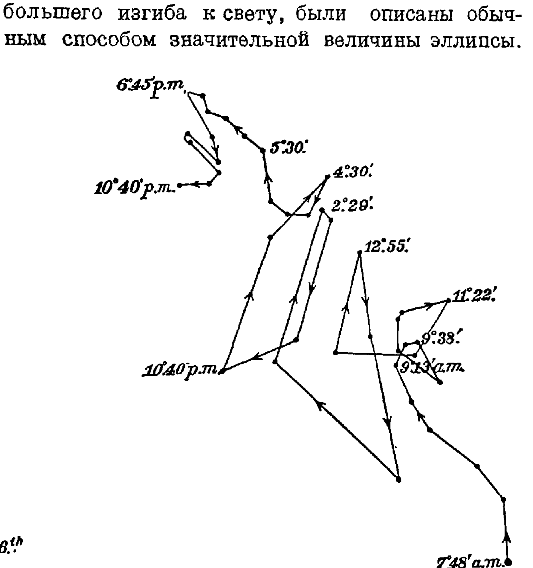


Рис. 175. *Tropaeolum majus*

Гелиотропическое движение и круговая нутация эпикотиля молодого проростка к слабому боковому свету; зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке от 7 часов 48 минут утра до 10 часов 40 минут вечера. Рисунок уменьшен до половины первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Проследивши, каким образом эпикотили двигались к умеренно-яркому свету, мы поместили проростки в 7 часов 48 минут утра (7 сентября) перед северо-восточным окном, закрытым полотенцем, а несколько позже еще и обыкновенной полотняной занавеской; однако эпикотили все еще двигались к окну. В 9 часов 13 минут утра были повешены еще две муслиновые занавески, так что проростки получали от окна лишь немного больше света, чем изнутри комнаты. Яркость неба менялась, и иногда в течение короткого промежутка времени проростки получали от окна меньше света, чем с противоположной стороны (что было установлено при помощи отбрасывания тени); тогда временно удалялась одна из занавесок. Вечером занавески одна за другою были сняты. Путь, пройденный одним эпикотилем при этих обстоятельствах, показан на рис. 175. В течение целого дня, до 6 часов 45 минут вечера, он ясно наклонялся к свету, и его верхушка передвинулась на значительное расстояние. После

6 часов 45 минут вечера он двигался назад, т. е. от окна, до 10 часов 40 минут вечера, когда была сделана последняя отметка. Таким образом, здесь мы имеем ясное гелиотропическое движение, осуществленное при помощи шести удлиненных фигур (которые были бы более или менее эллиптическими, если бы точки отмечались через каждые несколько минут), направленных к свету, причем верхушка каждого последующего эллипса была ближе к окну, чем верхушка предыдущего. Если бы свет был лишь немного ярче, то, как мы с уверенностью можем заключить из предыдущих опытов, эпикотиль наклонился бы к свету в большей степени. Боковое движение также было бы меньше, и эллипсы или другие фигуры вытянулись бы в ясно выраженную зигзагообразную линию, вероятно, с одной или двумя небольшими петлями. Если бы свет был гораздо ярче, то мы имели бы слегка зигзагообразную или совсем прямую линию, ибо тогда было бы больше движения по направлению к свету и много меньше из стороны в сторону.

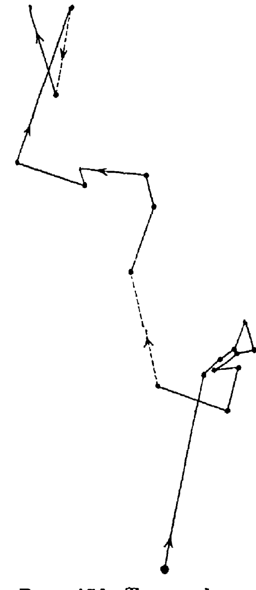


Рис. 176. *Tropaeolum majus*

Гелиотропическое движение и круговая нутация старого междоузлия по отношению к боковому свету; зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов утра 2 ноября до 10 часов утра 4-го. Прерывистые линии показывают ночное движение.

Сакс указывает, что более старые междоузлия этого вида Tropaeolum являются афелиотропическими. Поэтому мы поместили одно растение, имевшее $11^3/_4$ дюйма в высоту и находившееся в ящике, зачерненном внутри, но открытом с одной стороны, перед северо-восточным окном без всякой занавески. К третьему от верхушки междоузлию одного растения и к четвертому междоузлию другого была прикреплена нить. Возможно, что эти междоузлия были недостаточно стары или же свет был недостаточно ярок, чтобы вызвать афелиотропическую реакцию, ибо в течение четырех дней растения медленно изгибались не от окна, а к окну. На рис. 176 изображен путь, пройденный в течение двух дней первым из упомянутых выше междоузлий. И мы видим, что оно либо в незначительной степени нутировало по кругу, либо двигалось по зигзагообразной линии к свету. Мы считаем, что этот случай слабого гелиотропизма у одного из более старых междоузлий растения, которое в молодом возрасте так необычайно чувствительно к свету, заслуживает того, чтобы его здесь привести.

Cassia tora. — Семядоли этого растения чрезвычайно чувствительны к свету, между тем как его гипокотили чувствительны значительно меньше гипокотилей большинства других проростков, как это мы часто с удивлением наблюдали. Поэтому нам казалось, что стоило зарисовать их движения. Они получали боковое освещение от северо-восточного окна, которое сначала было закрыто только одной муслиновой занавеской, но так как около 11 часов утра небо сделалось более ярким, то была повешена еще одна полотняная занавеска. После 4 часов дня одна занавеска, а за нею и другая были удалены. Проростки были защищены от света с обоих боков и сверху, но с задней стороны к ним имел доступ рассеянный свет комнаты. Вертикальные нити были прикреплены к гипокотилям двух проростков, которые утром стояли отвесно. Прилагаемый рисунок (рис. 177) показывает путь, пройденный одним из них в течение двух дней. Но особенно следует отметить, что в течение второго дня проростки находились в темноте, и тогда они нутировали по кругу приблизи-

тельно вокруг одного и того же небольшого пространства. В первый день (7 октября) гипокотиль от 8 часов утра до 12 часов 23 минут дня двигался по зигзагообразной линии к свету, затем резко повернул влево и позже описал небольшой эллипс. Второй неправильный эллипс был описан между 3 часами дня и приблизительно 5 часами 30 минутами вечера, причем гипокотиль еще продолжал изгибаться к свету. Утром гипокотиль не был изогнут и стоял вертикально, но к 6 часам вечера его верхняя половина наклонилась к свету, так что хорда образовавшейся при этом дуги составляла с перпендикуляром угол в 20°. После 6 часов вечера, под влиянием апогеотропизма, направление движения сменилось прямо противоположным, и в течение ночи гипокотиль продолжал отклоняться от окна, что показано прерывистой линией. На следующий день он находился в темноте (за исключением кратких промежутков, когда при свете свечи производились наблюдения), и здесь показан также путь, по которому он следовал от 7 часов утра 8-го до 7 часов 45 минут утра 9-го. Различие между двумя частями рисунка (177), а именно, частью, описанной в течение 7-го, когда гипокотиль находился при довольно тусклом боковом освещении, и частью, описанной 8-го в темноте, вызывает удивление. Различие это состоит в том, что линии, описанные в течение первого дня, вытянуты в направлении света. Движения другого проростка, зарисованные при тех же обстоятельствах, были весьма похожи.

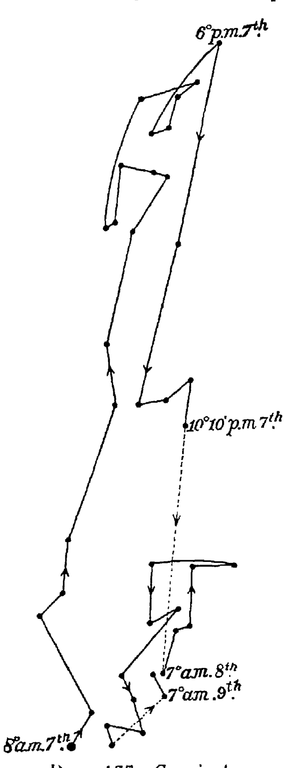


Рис. 177. *Cassia tora*

Гелиотропическое движение и круговая нутация гипокотиля ($1^1/_2$ дюйма в высоту); зарисовывались на горизонтальной стеклянной пластинке от 8 часов утра до 10 часов 10 минут вечера 7 октября, а также его круговая нутация в темноте от 7 часов утра 8 октября до 7 часов 45 минут утра 9-го.

[*a.m.*—утра, *p.m.*—пополудни.]

Афелиотропизм. — Нам удалось наблюдать всего два случая афелиотропизма, ибо они довольно редки. Эти движения обыкновенно настолько медленны, что зарисовать их было бы весьма трудно.

Bignonia capreolata. — Насколько нам известно, ни один орган ни у одного растения не изгибается так быстро от света, как усики этого вида Bignonia. Они замечательны также и тем, что нутируют по кругу со значительно меньшей правильностью, чем большинство других усиков, часто оставаясь неподвижно на месте. Их афелиотропизм служит им для того, чтобы приходить в соприкосновение со стволами деревьев. * Стебель молодого растения был привязан к палочке при основании пары тонких усиков, которые были направлены почти вертикально вверх. Затем он был помещен перед северо-восточным окном и со всех других сторон защищен от света. Первая отметка была сделана в 6 часов 45 минут утра, а к 7 часам 35 минутам утра оба усика полностью почувствовали влияние света, ибо они двигались прямо от него до 9 часов 20 минут утра, когда они в течение некоторого времени нутировали по кругу, продолжая еще немного двигаться в сторону от света (см. на рис. 178 движения левого усика). После 3 часов дня они снова быстро

* «Движения и повадки лазящих растений» [см. этот том стр. 96].

двигались, делая зигзаги в сторону от света. К позднему вечеру оба передвинулись настолько далеко, что оказались направленными в сторону, прямо противоположную свету. Ночью они немного передвинулись приблизительно в обратном направлении. На следующее утро они снова удалялись от света и сошлись вместе, так что к вечеру оказались сцепившимися, все еще будучи направленными от света. Правый усик, приближаясь к левому, делал значительно больше зигзагов, чем изображенный здесь левый. Оба чертежа показали, что афелотропическое движение представляло собою видоизмененную круговую нутацию.

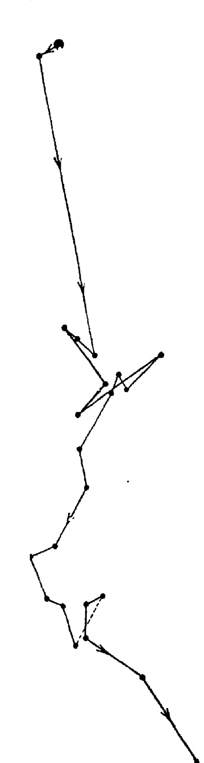


Рис. 178. *Bignonia capreolata*

Афелиотропическое движение усика; зарисовывалось на горизонтальной стеклянной пластинке от 6 часов 45 минут утра 19 июля до 10 часов утра 20-го. При зарисовывании движения немного увеличены; здесь рисунок уменьшен до двух третей первоначальной величины.

Cyclamen Persicum. — Когда это растение находится в цвету, цветоножки стоят вертикально, но их верхняя часть изогнута крючком, так что сам цветок свисает вниз. Как только завязи начинают увеличиваться, цветоножки сильно удлиняются и медленно изгибаются вниз, но короткая верхняя крючкообразная часть выпрямляется. В конце концов, коробочки прикасаются к почве, и если последняя покрыта мхом или отмершими листьями, то они зарываются. Мы часто видели блюдцеобразные углубления, образованные коробочками во влажном песке или опилках, а одна коробочка (имевшая 0,3 дюйма в диаметре) зарылась в опилки на три четверти своей длины.* Позже мы будем иметь возможность рассмотреть цель, достигаемую этим процессом зарывания. Цветоножки могут изменять направление своего изгиба, ибо если горшок с растениями, цветоножки которых уже изогнулись вниз, поместить горизонтально, то они медленно изгибаются к центру земли, образуя прямой угол со своим прежним направлением. Поэтому сначала мы приписывали это движение влиянию геотропизма. Но один положенный горизонтально горшок, в котором все коробочки были направлены к почве, был повернут, оставаясь в горизонтальном положении, так что коробочки были теперь направлены прямо вверх. Затем он был помещен в темный шкаф, однако через четыре дня и ночи коробочки еще оставались направленными вверх. Затем горшок в том же положении был снова вынесен на свет, и через два дня наблюдался некоторый изгиб цветоножек вниз, а на четвертый день две из них были обращены к центру земли; еще через день или два то же самое случилось и с остальными. Другое растение в горшке, все время стоявшем вертикально, было оставлено в темном шкафу на шесть дней. Оно имело 3 цветоножки, из них за это время всего одна образовала изгиб вниз, да и то сомнительный. Очевидно, вес коробочек не является причиной изгиба. Этот горшок был затем вынесен обратно на свет, и через три дня цветоножки значительно изогнулись вниз. Это привело нас к заключению, что изгиб вниз обусловлен афелиотропизмом, хотя следовало бы сделать больше опытов.

* Цветоножки несколько других видов Cyclamen закручиваются в спираль и, согласно указанию Эразма Дарвина («Botanic Garden», Canto III, p. 126), коробочки с силою проникают в землю. См. также Grenier et Godron, «Flore de France», tome II, p. 459.

Чтобы установить природу этого движения, цветоножка с большой коробочкой, которая достигла почвы и оставалась на ней, была немного приподнята и привязана к палочке. Поперек коробочки была прикреплена нить, а ниже помещена метка. Движение нити зарисовывалось при сильном увеличении на горизонтальной стеклянной пластинке в течение 67 часов. Днем растение освещалось сверху. Копия чертежа здесь приведена (рис. 179). Не может быть сомнений в том, что нисходящее движение представляет собою видоизмененную, но в чрезвычайно слабой степени, круговую нутацию. Наблюдение было повторено на другой коробочке, которая отчасти зарылась в опилки и подымалась на четверть дюйма над поверхностью. За 24 часа она описала три очень маленьких окружности. Принимая во внимание значительную длину и тонкость цветоножек и легкость коробочек, мы можем заключить, что они были бы не способны вырыть блюдцеобразные углубления в песке или в опилках, или зарыться в мох и т. д., если бы им в том не способствовало непрерывное колебательное или круговое нутационное движение.

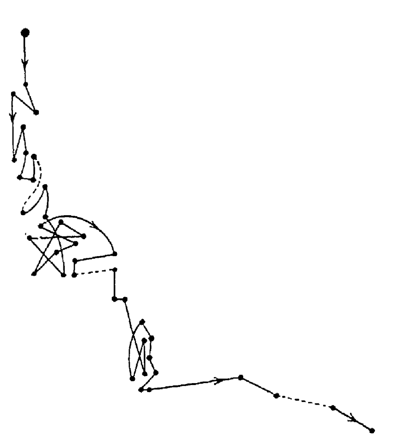


Рис. 179. *Cyclamen Persicum*

Афелиотропическое движение вниз цветоножки, сильно увеличенное (приблизительно в 47 раз?); зарисовывалось на горизонтальной стеклянной пластинке от 1 часа дня 18 февраля до 8 часов утра 21-го.

Отношение между круговой нутацией и гелиотропизмом. — Каждый, кто будет рассматривать предыдущие диаграммы, показывающие движения стеблей различных растений по направлению к боковому и более или менее ослабленному свету, будет вынужден предположить, что круговая нутация и гелиотропизм переходят друг в друга. Когда растение выставлено на тусклое боковое освещение и в течение целого дня изгибается в его сторону, двигаясь обратно поздним вечером, то это движение, несомненно, является гелиотропическим. Далее, в опыте с Tropaeolum (рис. 175) стебель, или эпикотиль, несомненно в течение целого дня нутировал по кругу и все же продолжал одновременно двигаться гелиотропически, причем это последнее движение проявлялось в том, что вершина каждой последующей удлиненной фигуры или эллипса находилась ближе к свету, чем вершина предыдущей. В опыте с Cassia (рис. 177) сравнение движений гипокотиля при тусклом боковом освещении и в темноте весьма поучительно. То же можно сказать и о сравнении обыкновенного кругового нутационного движения проростка Brassica (рис. 172, 173) или Phalaris (рис. 49, 174) с их гелиотропическим движением к окну, защищенному занавесками. В обоих этих случаях и во многих других было интересно наблюдать, как стебли постепенно начинали нутировать по кругу по мере того, как к вечеру свет ослабевал. Мы имеем, таким образом, много различных переходов от движения к свету, которое следует рассматривать как круговую нутацию, видоизмененную очень незначительно и состоящую еще из эллипсов или кругов, через более или менее сильно зигзагообразное движение с образованием от времени до времени петель или эллипсов до почти или даже совершенно прямолинейного гелиотропического движения.

Растение, будучи освещено сбоку, хотя бы и ярко, обычно движется сначала по зигзагообразному пути или даже в сторону, прямо противоположную свету. Это, несомненно, обусловлено тем, что в это время оно нутирует по кругу в направлении либо противоположном источнику света, либо же более или менее поперечном последнему. Однако как только направление кругового нутационного движения хотя бы приблизительно совпадает с направлением падающего света, то растение по прямой линии изгибается к свету, если он достаточно ярок. Движение становится, повидимому, все более и более быстрым и прямолинейным в соответствии со степенью яркости света, — во-первых, благодаря тому, что длинные оси эллиптических фигур, которые растение продолжает описывать все время, пока свет остается очень слабым, направлены более или менее точно к его источнику, и каждый последующий эллипс описывается ближе к свету; во-вторых, если свет не очень слаб, благодаря ускорению и усилению движения к источнику света, а также замедлению или прекращению движения в противоположную сторону, причем некоторое боковое движение еще продолжается, ибо свет в меньшей степени будет нарушать движение, направленное под прямым углом к нему, чем то, которое происходит в одинаковом с ним направлении.* В результате, движение становится более или менее зигзагообразным и неравномерным по скорости. Наконец, если свет очень ярок, всякое боковое движение исчезает, и вся энергия растения расходуется на превращение кругового нутационного движения в быстрое прямолинейное в одном единственном направлении, а именно, в сторону света.

Наиболее распространенное мнение, повидимому, таково, что гелиотропизм является видом движения, совершенно отличным от круговой нутации, и можно утверждать, что на приведенных выше диаграммах мы видим только результат сочетания или наложения друг на друга гелиотропизма и круговой нутации. Но если это так, то необходимо допустить, что яркий боковой свет совершенно прекращает круговую нутацию, ибо находящееся под его воздействием растение движется к нему по прямой линии, не описывая никаких эллипсов или окружностей. Если свет несколько ослаблен, но еще вполне достаточен для того, чтобы заставить растение изогнуться в его сторону, то мы имеем более или менее ясное доказательство, что круговая нутация еще продолжается. Необходимо далее допустить, что лишь боковой свет имеет эту необыкновенную способность останавливать круговую нутацию, ибо мы знаем, что несколько растений, над которыми производились описанные выше опыты, и все другие, которые мы наблюдали в процессе роста, продолжают нутировать по кругу, как бы ярок ни был свет, если только он поступает сверху. Не следует также забывать, что в жизни каждого растения круговая нутация предшествует гелиотропизму, ибо гипокотили, эпикотили и черешки нутируют по кругу еще прежде, чем они пробились через почву и почувствовали влияние света.

Поэтому, как нам кажется, мы имеем полное право полагать, что если свет падает на растение сбоку, то именно круговая нутация и дает начало гелиотропизму и афелиотропизму или же в них превращается. Высказывая это мнение, мы не имеем необходимости предполагать, против всякого вероятия, что боковой свет совершенно останавливает

* В своей статье «Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile» («Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg», Band II, Heft II, 1879) Сакс рассмотрел, как действуют на геотропизм и гелиотропизм различия в углах, образуемых органами растений с направлением действующей силы.

круговую нутацию. Он только побуждает растение видоизменять на время свое движение в полезную для него сторону. Становится совершенно понятным существование всех возможных переходов между прямым движением к боковому свету и движением, состоящим из ряда петель или эллипсов. Наконец, превращение круговой нутации в гелиотропизм или афелиотропизм совершенно аналогично тому, что имеет место у спящих растений, которые днем описывают один или несколько эллипсов, делая часто зигзаги и небольшие петли. Ибо когда они начинают вечером засыпать, то они также расходуют всю свою энергию на превращение своего движения в прямолинейное и быстрое. В случае движений сна возбуждающей или регулирующей причиной является различие в интенсивности света, поступающего сверху в различные периоды суток, между тем как в случае гелиотропических и афелиотропических движений эта причина заключается в различии интенсивности света с двух сторон растения.

Поперечный гелиотропизм (Франка), или диагелиотропизм.* —Причина, вследствие которой листья располагаются более или менее перпендикулярно к лучам света, обращая к нему верхние поверхности, до последнего времени являлась предметом многих споров. Мы имеем здесь в виду не цель движения, каковою, несомненно, является полное освещение их верхних поверхностей, а способы, при помощи которых достигается это положение. Едва ли можно дать лучший или более простой пример диагелиотропизма, чем наблюдаемое у многих проростков горизонтальное расположение семядолей. Когда они впервые освобождаются от семенных покровов, то тесно прилегают одна к другой и принимают различные положения, причем часто бывают направлены вертикально вверх. Вскоре они расходятся, что достигается путем эпинастии, которая, как мы видели, является видоизмененной формой круговой нутации. После того как они совсем разойдутся, они сохраняют приблизительно одно и то же положение, хотя бы были в течение целого дня ярко освещены сверху, тогда как их нижние поверхности, находясь у самой почвы, были бы вследствие этого сильно затенены. Таким образом, устанавливается резкий контраст в степени освещения верхних и нижних поверхностей семядолей, и если бы они были гелиотропичны, то быстро изогнулись бы вверх. Не следует, однако, полагать, что такие семядоли неподвижно закреплены в горизонтальном положении. Если проростки выставлены перед окном, то их гипокотили, которые весьма гелиотропичны, быстро изгибаются к нему, и верхние поверхности семядолей остаются еще расположенными под прямым углом к свету. Однако, если гипокотиль привязан, так что не может изогнуться, то сами семядоли меняют свое положение. Если обе они расположены параллельно лучам падающего света, то находящаяся дальше от него поднимается вверх, а более близкая часто опускается вниз. Если они помещены поперек направления света, то они поворачиваются немного в сторону. Таким образом, во всех случаях они стремятся расположить свои верхние поверхности под прямым углом к свету. То же самое наблюдается, как известно, у листьев растений, прикрепленных к стене или растущих перед окном. Чтобы вызвать такие движения, достаточно умеренного освещения. Необходимо только, чтобы свет постоянно падал на растение в косом направлении. Что касается упомя-

* «Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen», 1870. См. также некоторые интересные статьи того же автора — «Zur Frage über Transversal-Geo- und Heliotropismus», «Bot. Zeitung», 1873, стр. 17 и след.

нутых выше движений закручивания семядолей, то Франк указал много значительно более удивительных примеров, относящихся к листьям ветвей, которые были прикреплены в различных положениях или повернуты верхней стороною вниз.

В наших наблюдениях над семядолями проростков мы часто чувствовали изумление при виде их упорного стремления оставаться горизонтальными в течение дня и прежде еще, чем прочитали статью Франка, были убеждены в необходимости какого-то специального объяснения. Де Фриз показал,* что более или менее горизонтальное положение листьев в большинстве случаев обусловлено эпинастией, их собственным весом и апогеотропизмом. Молодая семядоля или лист, освободившись из семени, принимает свойственное ей положение, опускаясь, как уже указывалось, под влиянием эпинастии, которая, согласно де Фризу, долго продолжает действовать на средние жилки и черешки. Вес семядолей едва ли может иметь на них влияние, за исключением немногих случаев, которые будут сейчас упомянуты; однако он должен иметь значение у больших и толстых листьев. Что касается апогеотропизма, то де Фриз утверждает, что обыкновенно он играет роль, и сейчас мы приведем несколько косвенных доказательств в пользу этого взгляда. Но мы полагаем, что кроме этих и других постоянных сил во многих случаях (мы не говорим, что во всех) в листьях и семядолях существует преобладающая тенденция принимать по отношению к свету более или менее поперечное положение.

В указанных выше случаях с проростками, освещенными сбоку, гипокотили которых привязаны, невозможно, чтобы эпинастия, вес и апогеотропизм, порознь или вместе, могли быть причиной подъема одной семядоли и опускания другой, ибо указанные силы действуют одинаково на обе семядоли, и так как эпинастия, вес и апогеотропизм все действуют в вертикальной плоскости, то они не могут вызвать закручивания черешков, которое происходит у проростков под влиянием упомянутых выше условий освещения. Все эти движения, очевидно, некоторым образом зависят от косого направления света, но не могут быть названы гелиотропическими, ибо последнее подразумевает изгиб к свету, в то время как наиболее близкая к свету семядоля отклоняется в противоположном направлении или вниз, а обе располагаются по возможности под прямым углом к свету. Следовательно, это движение заслуживает особого названия. Так как семядоли и листья непрерывно колеблются вверх и вниз и все же сохраняют в течение целого дня свойственное им положение, при котором их верхние поверхности направлены поперек лучей света, а будучи выведены из этого положения, они принимают его снова, то диагелиотропизм необходимо считать видоизмененной круговой нутацией. Это часто становилось очевидным, когда зарисовывались движения семядолей, расположенных против окна. Нечто подобное мы видим в случае спящих листьев или семядолей, которые, после колебаний вверх и вниз в течение целого дня, поздно вечером располагаются вертикально, а на следующее утро снова опускаются, принимая горизонтальное или диагелиотропическое положение, в полной противоположности с гелиотропизмом. Это возвращение к дневному положению, для которого часто требуется угловое движение в 90°, аналогично движению листьев на смещенных ветках, которые принимают свое прежнее положение. Заслуживает упомина-

* «Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg», Heft II, 1872, S. 223—277.

ния, что всякая сила, подобная апогеотропизму, при различных положениях листьев или семядолей, которые в течение дня сильно колеблются вверх и вниз, будет действовать с различною мощностью,* и все же эти листья восстанавливают свое горизонтальное, или диагелиотропическое, положение.

Мы можем, следовательно, заключить, что диагелиотропические движения не могут быть полностью объяснены прямым влиянием света, силы притяжения, веса и т. д., как не могут быть им объяснены и никтитропические движения семядолей и листьев. В последнем случае они располагаются таким образом, чтобы их верхние поверхности излучали ночью в открытое пространство как можно меньше тепла, причем верхние поверхности противоположных листочков часто соприкасаются. Эти движения, которые иногда бывают чрезвычайно сложны, регулируются чередованием света и темноты, хотя и не являются прямым его следствием. В случае диагелиотропизма семядоли и листья располагаются таким образом, чтобы их верхние поверхности были обращены к свету, и это движение регулируется, хотя и не вызывается непосредственно направлением падающего на них света. В обоих случаях движение представляет собою круговую нутацию, видоизмененную действием врожденных или конституциональных причин, точно так же, как у лазящих растений, круговая нутация которых приобрела бóльшую амплитуду и сделалась более круговой, или как у очень молодых семядолей и листьев, которые опускаются вниз, принимая горизонтальное положение вследствие эпинастии.

До сих пор мы имели в виду только те листья и семядоли, которые занимают постоянно горизонтальное положение. Однако многие из них расположены более или менее косо, а некоторые вертикально. Причины этих различий положения неизвестны. Но в согласии со взглядами Визнера, которые будут изложены позже, представляется вероятным, что некоторые листья и семядоли страдали бы, если бы они были освещены полностью, занимая положение, перпендикулярное к лучам света.

Во второй и четвертой главах мы видели, что те листья и семядоли, которые не меняют ночью своего положения в такой мере, чтобы их можно было назвать спящими, обыкновенно поднимаются немного вечером и снова опускаются на следующее утро, так что в течение ночи они приподняты несколько больше, чем среди дня. Невероятно, чтобы подъем на 2° или 3° или даже на 10° или 20° мог приносить растению какую-либо пользу и чтобы это было причиной появления такой особенности. Это движение должно было возникнуть под влиянием каких-либо периодических изменений в условиях, которые воздействуют на растение, и едва ли можно сомневаться, это таковым является суточное чередование света и темноты. Де Фриз утверждает в указанной выше статье, что большинство черешков и средних жилок апогеотропичны,** и апогеотропизмом можно было бы объяснить упомянутое выше восходящее

* См. предыдущее примечание относительно указаний Сакса по этому вопросу.

** Согласно Франку («Die nat. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen», 1870, S. 46), прикорневые листья многих растений, выдерживаемых в темноте, поднимаются вверх и даже становятся вертикально. В некоторых случаях то же происходит и с побегами (см. Rauwenhoff, «Archives Neerlandaises», tome XII, p. 32). Эти движения указывают на апогеотропизм. Но если органы долго находились в темноте, то содержащееся в них количество воды и минеральных веществ так сильно изменяется, а правильность их роста настолько нарушается, что заключать из их движений, что происходило бы при нормальных условиях, быть может, было бы неосторожно. (См. Godlewski, «Bot. Zeitung», 14 Feb., 1879).

движение, — которое является общим для такого большого числа резко отличных видов, — если предположить, что диагелиотропизм преодолевает апогеотропизм в середине дня, когда для растения важно, чтобы его семядоли и листья были полностью обращены к свету. Точный час после полудня, когда они начинают слегка изгибаться вверх, и размах движения должны зависеть от степени их чувствительности к действию силы тяжести и от их способности сопротивляться этому действию в дневные часы, а также от амплитуды их обыкновенных круговых нутационных движений. А так как эти качества у различных видов очень разнятся, то можно ожидать, что час начала послеполуденного подъема у различных видов, как это и наблюдается в действительности, будет весьма неодинаков. Однако в этом восходящем движении на ряду с апогеотропизмом должны играть прямую или косвенную роль и некоторые другие факторы. Так, молодой боб (*Vicia faba*), растущий в маленьком горшке, был помещен перед окном на клиностате, и ночью листья его немного поднялись, хотя действие апогеотропизма было совершенно устранено. Однако ночью они поднялись далеко не так сильно, как если бы были подвергнуты действию апогеотропизма. Не является ли возможным или даже вероятным, что листья и семядоли, которые на протяжении бесчисленных поколений двигались вечером вверх под действием апогеотропизма, могут унаследовать тенденцию к этому движению? Мы видели, что гипокотили различных бобовых растений унаследовали от весьма отдаленного периода тенденцию изгибаться дугою, и мы знаем, что движения сна листьев до известной степени являются наследственными, независимо от чередования света и темноты.

В наших наблюдениях над круговой нутацией тех семядолей и листьев, которые не спят ночью, мы почти не встречали ясных случаев небольшого их опускания вечером и нового подъема утром, т. е. движений, обратных тем, которые только что были рассмотрены. Мы не сомневаемся, что такие случаи существуют, поскольку листья многих растений спят, опускаясь вертикально вниз. Для нас остается неясным, как объяснить те немногие случаи, которые наблюдались. Молодые листья *Cannabis sativa* опускаются ночью от 30° до 40° ниже горизонта; Краус приписывает это эпинастии в соединении с поглощением воды. Если только эпинастический рост ясно выражен, то он может преодолеть диагелиотропизм вечером, когда для растений горизонтальное положение листьев не представляет никаких преимуществ. Семядоли *Anoda Wrightii*, одной разновидности Gossypium и нескольких видов Ipomoea в очень молодом возрасте остаются вечером горизонтальными. Становясь немного старше, они изгибаются несколько вниз, а когда достигнут больших размеров и станут тяжелыми, то опускаются так сильно, что подходят под наше определение сна. В случае Anoda и нескольких видов Ipomoea было доказано, что нисходящее движение не зависело от веса семядолей, но на основании того факта, что движение чрезвычайно усилилось после того, как семядоли выросли до значительных размеров и стали тяжелыми, можно думать, что первоначально их вес до некоторой степени определял направление видоизменения круговой нутации, постепенно превратившейся в движение опускания.

Так называемый дневной сон листьев, или парагелиотропизм. — Названное явление представляет собою другую группу движений, зависящих от действия света, в которой до известной степени находит себе

поддержку тот взгляд, что описанные выше движения лишь косвенно обусловлены действием света. Мы имеем в виду движения листьев и семядолей, которые при умеренном освещении являются диагелиотропичными, но меняют положение и подставляют свету свои края, когда солнце освещает их слишком ярко. Эти движения называли иногда дневным сном, однако в отношении достигаемой ими цели они совершенно отличаются от тех, которые собственно называются никтитропическими, а в некоторых случаях дневное положение этих листьев прямо противоположно ночному.

Давно было известно,* что когда солнце ярко светит на листочки Robinia, то они поднимаются и подставляют свету свои края, в то время как в своем ночном положении они направлены отвесно вниз. Такое же движение мы наблюдали на листочках одной австралийской акации, когда они были ярко освещены солнцем. Листочки *Amphicarpaea monoica* поворачивают свои края к солнцу. Аналогичное движение маленьких почти рудиментарных базальных листочков *Mimosa albida* происходило в одном случае с такой быстротой, что его можно было ясно наблюдать через лупу. Удлиненные первые листья *Phaseolus Roxburghii*, с одним листочком, стояли в 7 часов утра на 20° выше горизонта, а позже они несомненно опустились немного ниже. В полдень, после того как они в течение примерно 2 часов находились на ярком солнце, они поднялись на 56° выше горизонта. Затем они были защищены от прямых лучей солнца, но оставались хорошо освещенными сверху; через 30 минут они опустились на 40° и стояли теперь всего на 16° выше горизонта. Несколько молодых растений *Phaseolus Hernandesii* были выставлены на такой же яркий солнечный свет, и их широкие, первые листья, с одним листочком, расположились почти или совсем вертикально, так же как и многие листочки на следующих листьях, имевших по три листочка. Но некоторые из листочков, не поднимаясь, повернулись около своих осей примерно на 90°, так что их края были обращены теперь к солнцу. На одном и том же листе листочки вели себя иногда этими двумя различными способами, однако всегда так, что в результате они освещались менее интенсивно. Затем эти растения были защищены от солнца и через $1^1/_2$ часа подвергнуты осмотру, причем оказалось, что все листья и листочки вновь приняли свое обыкновенное положение ниже горизонта. Меднокрасные семядоли некоторых проростков *Cassia mimosoides* утром были расположены горизонтально, но после того как их осветило солнце, каждая из них поднялась на $45^1/_2$° выше горизонта. В этих нескольких случаях движения не следует смешивать с внезапным закрыванием листочков *Mimosa pudica*, которое можно иногда наблюдать, когда растение, которое находилось в темноте, внезапно выносят на солнце. В этом случае свет, повидимому, действует, как прикосновение.

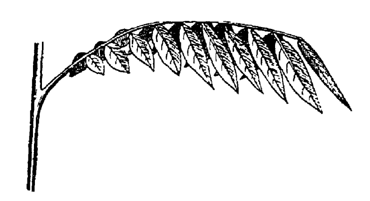


Рис. 180. *Averrhoa bilimbi*

Лист с листочками, опустившимися после экспозиции на солнечном свету; однако иногда листочки бывают опущены сильнее, чем здесь показано. Рисунок сильно уменьшен.

Судя по интересным наблюдениям проф. Визнера, вероятно, что указанные выше движения были приобретены для специальной цели. Слишком интенсивный свет часто повреждает в листьях хлорофилл, и проф. Визнер пола-

* Пфеффер указывает имена и даты нескольких старинных авторов [69] в своих «Die periodischen Bewegungen», 1875, S. 62.

гает,* что для защиты его служат самые разнообразные средства, как присутствие волосков, окрашивающие вещества и т. д., и среди прочих средств — также и то, что листья подставляют солнцу свои края, так что пластинки их получают тогда значительно меньше света. Он производил опыты с молодыми листочками Robinia, закрепляя их в таком положении, что они не могли избегнуть интенсивного освещения, между тем как другим предоставлялась возможность принимать косое положение, и оказалось, что первые начинали страдать от света уже в течение первых двух дней.

В приведенных выше случаях листочки или движутся вверх, или же поворачиваются в сторону, располагая свои края в направлении солнечного света. Но Кон давно уже наблюдал, что листочки Oxalis, находясь на полном солнечном свету, изгибаются вниз. Мы были свидетелями удивительного примера такого движения у очень больших листочков *O. Ortegesii*. Подобное движение можно часто наблюдать у листочков *Averrhoa bilimbi* (из семейства Oxalidae). Здесь представлен (рис. 180) один лист, на который светило солнце. В предыдущей главе была приведена диаграмма (рис. 134), представляющая колебания, при помощи которых листочек в этих обстоятельствах быстро опускался. Как можно видеть, это движение очень напоминает то (рис. 133), при помощи которого листочек принимает свое ночное положение. В связи с нашей настоящей темой представляет интерес то, что сообщает нам проф. Баталин в письме, датированном февралем 1879 г.: листочки *Oxalis acetosella* могут находиться на солнце в течение многих недель и при этом не страдают, если они имеют возможность опускаться. Но если помешать им в этом, то они теряют свою окраску и завядают в два или три дня. Однако продолжительность жизни листа равна приблизительно двум месяцам, если он находится лишь на рассеянном свету, и в этом случае листочки днем никогда не опускаются вниз.

Так как доказано, что движения листочков Robinia вверх и листочков Oxalis вниз весьма полезны для этих растений, когда последние находятся на ярком солнечном свету, то представляется вероятным, что они были приобретены со специальной целью избегать слишком интенсивного освещения. Так как было бы очень затруднительно во всех указанных выше случаях выжидать подходящих условий и зарисовывать движения листьев в то время, когда они находятся на полном солнечном свету, то мы не установили, всегда ли парагелиотропизм представляет собою видоизмененную круговую нутацию. Однако это наверное имело место у Averrhoa и, вероятно, также у других видов, ибо их листья беспрерывно нутировали по кругу.

* «Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls», etc., 1876. Принсгейм наблюдал недавно под микроскопом разрушение хлорофилла в течение нескольких минут при действии концентрированного солнечного света в присутствии кислорода. О защите хлорофилла от интенсивного света см. также Stahl в «Bot. Zeitung», 1880.

ГЛАВА IX

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ К СВЕТУ: ПЕРЕДАЧА ЕГО ДЕЙСТВИЯ

Польза гелиотропизма. — Насекомоядные и лазящие растения не гелиотропичны. — Один и тот же орган гелиотропичен в одном возрасте и не гелиотропичен в другом. — Необычайная чувствительность некоторых растений к свету. — Действие света не соответствует его интенсивности. — Действие предшествующего освещения. — Время, необходимое для действия света. — Последействие света. — Апогеотропизм начинает действовать, как только прекращается освещение. — Точность, с какой растения изгибаются к свету. — Это зависит от освещения целиком одной стороны органа. — Локализация чувствительности к свету и передача его действия. — Семядоли Phalaris, способ изгибания. — Результаты затемнения их верхушек. — Передача действия под поверхность почвы. — Боковое освещение верхушки определяет направление изгиба основания. — Семядоли овса, изгиб базальной части обусловлен освещением верхней части. — Аналогичные результаты с гипокотилями Brassica и Beta. — Корешки Sinapis афелиотропичны вследствие чувствительности их кончиков. — Заключительные замечания и краткий обзор главы. — Способы, при помощи которых круговая нутация превратилась в гелиотропизм или афелиотропизм.

Наблюдая растения, растущие на склоне или на опушке густого леса, никто не усомнится, что молодые стебли и листья располагаются так, чтобы листья были хорошо освещены. Таким образом они получают возможность разлагать углекислоту. Однако влагалищеобразные семядоли некоторых Gramineae, например Phalaris, не имеют зеленой окраски и содержат очень мало крахмала, из чего мы можем заключить, что они разлагают мало либо вовсе не разлагают угольной кислоты. Тем не менее, они чрезвычайно гелиотропичны, и, вероятно, это полезно им в другом отношении, а именно, помогает им найти дорогу от зарытых семян через трещины в почве или через лежащие выше массы растительности к свету и воздуху. Этот взгляд находит себе подкрепление в том обстоятельстве, что у Phalaris и Avena первый настоящий лист, имеющий ярко зеленую окраску и несомненно разлагающий углекислоту, обнаруживает лишь едва заметные следы гелиотропизма. Гелиотропические движения многих других проростков, вероятно, подобным же образом помогают им пробиваться из почвы, ибо один апогеотропизм сам по себе направлял бы их слепо вверх против всякого вышележащего препятствия.

Гелиотропизм так широко распространен среди высших растений, что лишь у очень немногих из них тот или иной орган, — стебель, цветоножка, черешок или лист, — не изгибается к боковому свету. *Drosera rotundifolia* одно из немногих растений, листья которого не обнаруживают никаких следов гелиотропизма. Точно так же не удалось заметить их и у Dionaea, хотя над этим растением наблюдения велись

менее тщательно. Сэр Дж. Гукер подвергал в течение некоторого времени кувшинчики Sarracenia действию бокового света, и, однако, они не изогнулись к нему. * Нам понятна причина, почему эти насекомоядные растения не гелиотропичны: разложение углекислоты не является главным источником их существования. Для них значительно более важно, чтобы их листья занимали наилучшее положение для ловли насекомых, чем чтобы они были полностью освещены.

Усики, представляющие собою видоизменение листьев или других органов, и стебли вьющихся растений, как давно заметил Моль, редко бывают гелиотропичны, и здесь опять мы можем указать причину этого явления: ведь если бы они двигались к боковому свету, то изгибались бы в сторону от своих подпорок. Однако некоторые усики афелиотропичны, например усики *Bignonia capreolata* и *Smilax aspera*. Стебли некоторых растений, которые лазят при помощи корешков, как, например плюща и *Tecoma radicans*, также афелиотропичны и благодаря этому находят себе подпорку. С другой стороны, листья большинства лазящих растений гелиотропичны. Однако у листьев *Mutisia clematis* мы не могли открыть каких-либо признаков такого движения.

Так как гелиотропизм распространен весьма широко и так как вьющиеся растения встречаются во всех группах системы сосудистых растений, то видимое отсутствие у их стеблей тенденции изгибаться к свету казалось нам замечательным фактом, заслуживающим дальнейшего исследования, ибо он указывает, что гелиотропизм легко может быть устранен. Когда на вьющиеся растения действует боковой свет, то их стебли продолжают вращаться, т. е. нутировать по кругу, вокруг одного и того же места, не отклоняясь заметно в сторону света. Мы думали, однако, что сможем обнаружить какой-либо след гелиотропизма, сравнивая среднюю скорость, с которой стебли при своих последовательных оборотах двигались к свету и от него.** Три молодых растения (около одного фута высотою) *Ipomoea caerulea* и четыре таких же растения *I. purpurea*, растущих в отдельных горшках, были помещены в ясный день перед северо-восточным окном в комнате, с других сторон затемненной, причем кончики их вращающихся стеблей были обращены к окну. В дальнейшем отмечалось время, когда верхушка каждого растения была направлена прямо от окна и когда она снова к нему поворачивалась. Это продолжалось от 6 часов 45 минут утра до 2 часов с минутами дня 17 июня. После нескольких наблюдений мы заключили, что с уверенностью можем определять время, затраченное на каждый полукруг, делая ошибку не больше 5 минут. Хотя скорость движения в различных частях одного и того же оборота сильно варьировала, все же 22 полукруга к свету были описаны в среднем каждый за 73,95 минуты, а 22 оборота от света — каждый за 73,5 минуты. Поэтому можно сказать, что стебли двигались к свету и от света точно с одной и тою же

* Согласно Ф. Куртцу («Verhandl. des Bot. Vereins der Provinz Brandenburg», Bd. XX, 1878), листья, или кувшинчики, *Darlingtonia californica* сильно афелиотропичны. Нам не удалось установить этого движения у одного экземпляра, который мы имели лишь короткое время.

** К сожалению, в «Движениях и повадках лазящих растений», 1875, стр. 28, 32, 40 и 53 [см. этот том, стр. 59, 62, 66, 73] имеется несколько ошибочных замечаний об этом предмете. Выводы были сделаны на основании недостаточного количества наблюдений, ибо тогда мы не знали, как велика бывает иногда разница в скорости движения стеблей и усиков лазящих растений в различных частях одного и того же оборота.

средней скоростью. Вероятно, впрочем, точность результата отчасти была случайной. Вечером стебли ничуть не были наклонены к окну. Тем не менее, имеется, повидимому, след гелиотропизма, ибо у 6 из 7 растений первый полукруг от света, описанный ранним утром, после того как они в течение ночи находились в темноте и поэтому, вероятно, сделались более чувствительными, требовал значительно больше времени, а первый полукруг к свету—значительно меньше времени, чем в среднем. Так, у всех 7 растений, взятых вместе, средняя продолжительность первого утреннего полукруга от света составляла 76,8 минут вместо 73,5 минут средней продолжительности всех полукругов, описанных в течение дня в эту сторону. Средняя же продолжительность первого утреннего полукруга в сторону к свету составляла всего 63,1 вместо 73,95 минут — средней продолжительности всех полукругов, описанных в течение дня в сторону света.

Подобные же наблюдения были сделаны над *Wistaria Sinensis*, причем среднее из 9 полукругов от света составляло 117 минут, а из 7 полукругов к свету —122 минуты; эта разница не превышала вероятного предела ошибки. В течение трех дней экспозиции побег вовсе не изогнулся к окну, перед которым стоял. В этом случае первый полукруг от света ранним утром каждого дня требовал *меньше* времени, чем первый полукруг к свету. И этот результат, если он не случаен, повидимому, показывает, что побеги сохраняют след первоначальной афелиотропической тенденции. У *Lonicera brachypoda* полукруги от света и к свету значительно разнились по продолжительности, а именно, 5 полукругов от света требовали в среднем 202, 4 минуты, а 4 к свету — 229,5 минуты. Однако побег двигался очень неравномерно, и при этих условиях наблюдений было сделано слишком мало.

Замечательно, что одна и та же часть одного и того же растения в различные возрасты и, повидимому, в различные времена года может реагировать на действие света весьма различным образом. Гипокотили *Ipomoea caerulea* и *purpurea* чрезвычайно гелиотропичны, в то время как стебли более старых растений, имеющих около одного фута в высоту, как мы только что видели, почти совершенно нечувствительны к свету. Сакс указывает (и мы наблюдали такой же факт), что гипокотили плюща (*Hedera helix*) слегка гелиотропичны, между тем как стебли растений, достигших нескольких дюймов в вышину, становятся настолько афелиотропичными, что изгибаются от света под прямым углом. Тем не менее, несколько молодых растений, которые вели себя так ранним летом, в начале сентября снова сделались явно гелиотропичными: зигзагообразные движения их стеблей, медленно изгибавшихся к северо-восточному окну, зарисовывались в течение 10 дней. Стебли очень молодых растений *Tropaeolum majus* весьма гелиотропичны, в то время как стебли более старых растений, согласно Саксу, слегка афелиотропичны. Во всех этих случаях гелиотропизм очень молодых стеблей служит для того, чтобы полностью выставить на свет семядоли или же, если семядоли подземные, то первые настоящие листья. Исчезновение этой способности у более старых стеблей или появляющийся у них афелиотропизм связаны с их лазящим образом жизни.

Большинство проростков сильно гелиотропичны, и не подлежит сомнению, что их способность с наибольшей возможной скоростью и как можно полнее выставлять на свет свои семядоли для получения углерода представляет для них значительное преимущество в борьбе за существование. В первой главе было показано, что большинство про-

ростков нутирует по кругу сильно и быстро, и так как гелиотропизм представляет собою видоизмененную круговую нутацию, то мы попытаемся рассмотреть высокое развитие у проростков этих двух способностей в их тесной связи между собою. Мы не знаем, существуют ли растения, которые нутируют по кругу медленно и слабо и все-таки весьма гелиотропичны. Имеется, однако, несколько растений, — причем в этом факте нет ничего удивительного, — которые, сильно нутируя по кругу, вовсе не гелиотропичны либо гелиотропичны только в слабой степени. Превосходный пример этого представляет *Drosera rotundifolia*. Столоны клубники нутируют по кругу почти так же, как и стебли лазящих растений, а умеренный свет не производит на них никакого действия. Однако, выставленные поздним летом на несколько более яркий свет, они оказались слегка гелиотропичными. Согласно де Фризу, на прямом солнечном свету они афелиотропичны. Лазящие растения нутируют по кругу значительно сильнее, чем какие-либо другие, и, однако, они совсем не гелиотропичны.

Хотя стебли большинства проростков сильно гелиотропичны, однако некоторые из них обладают лишь слабой гелиотропической чувствительностью, — объяснить причину этого различия мы не можем. Слабый гелиотропизм наблюдается у гипокотиля *Cassia tora*, и мы были поражены, встретившись с таким же явлением у некоторых других проростков, например у *Reseda odorata*. Что касается степени чувствительности более чувствительных видов, то в предыдущей главе было показано, что проростки нескольких видов, помещенные перед северо-восточным окном, закрытым несколькими занавесками, и освещенные с противоположной стороны рассеянным светом комнаты, с безошибочной уверенностью изгибались к окну, хотя судить о том, с какой стороны доходило больше света, можно было только по тени, отбрасываемой на белый картон вертикально поставленным карандашом, так что избыток света с одной стороны должен был быть чрезвычайно малым.

Горшок с проростками *Phalaris Canariensis*, выращенными в темноте, был помещен в совершенно затемненной комнате в 12 футах от очень маленькой лампы. Через 3 часа семядоли уже начали, повидимому, изгибаться к свету, а через 7 часов 40 минут после начала экспозиции все они были ясно, хотя и в слабой степени, изогнуты в сторону лампы. На расстоянии 12 футов от лампы свет был настолько слаб, что мы не могли ни видеть самих проростков, ни читать большие римские цифры на белом циферблате часов, ни различать сделанную карандашом на бумаге линию, и только едва могли различать линию, сделанную тушью. Более удивителен был тот факт, что от поставленного вертикально на белый картон карандаша не падало никакой тени. Следовательно, проростки подвергались действию такой разницы в освещении с двух сторон, которую человеческий глаз уловить не мог. В другом случае действие оказывало даже еще более слабое освещение, ибо несколько проростков Phalaris изогнулись слегка в сторону той же лампы на расстоянии 20 футов. На этом расстоянии мы не могли различить сделанной тушью на белой бумаге круглой точки, имевшей в диаметре 2,29 мм (0,09 дюйма), хотя могли уже видеть точку, имевшую в диаметре 3,56 мм (0,14 дюйма); и, однако, точка вышеуказанных размеров (2,29 мм) кажется большой, если ее рассматривать на свету.*

* Страссбургер указывает («Wirkung des Lichtes auf die Schwärmsporen», 1878, S. 52), что споры Haematococcus двигались к свету, который был настолько слаб, что едва позволял читать шрифт средней величины.

Затем мы пытались установить, насколько узкий пучок света еще может оказывать действие, ибо это имеет отношение к свету, служащему проводником для проростков, когда они пробиваются через растрескавшуюся или разрыхленную почву. Горшок с проростками Phalaris был покрыт жестяным сосудом, имевшим с одной стороны круглое отверстие с диаметром в 1,23 мм (т. е. немного меньше, чем $^1/_{20}$ дюйма), и помещен перед парафиновой лампой, а другой раз — перед окном. В обоих случаях через несколько часов проростки ясно изогнулись к маленькому отверстию.

Затем был произведен более точный опыт. Маленькие трубочки из очень тонкого стекла, запаянные у верхних концов и покрытые черным лаком, были насажены на семядоли Phalaris (проросшего в темноте), причем они в точности на них приходились. Предварительно с одной стороны были соскоблены узкие полоски лака, через которые свет только и мог проникнуть внутрь; позже их размеры были измерены под микроскопом. В контрольном опыте были испытаны такие же нелакированные и прозрачные трубки, и оказалось, что они не препятствовали семядолям изгибаться к свету. Две семядоли были помещены перед юго-западным окном, причем одна из них освещалась через полоску в слое лака, имевшую всего 0,004 дюйма (0,1 мм) в ширину и 0,016 дюйма (0,4 мм) в длину, а другая — через полоску, имевшую 0,008 дюйма в ширину и 0,06 дюйма в длину. После экспозиции продолжительностью в 7 часов 40 минут проростки были исследованы, и оказалось, что они ясно наклонились к свету. Одновременно такой же опыт был произведен с несколькими другими семядолями, с той лишь разницей, что маленькие полоски были направлены не к небу, а так, что они получали рассеянный свет из комнаты, и эти семядоли совсем не изгибались. Семь других семядолей были освещены через узкие, но сравнительно длинные выскобленные в лаке полоски, ширина которых колебалась между 0,01 и 0,026 дюйма и длина между 0,15 и 0,3 дюйма. Все они наклонились в ту сторону, где свет проходил через полоски, независимо от того, куда были направлены эти последние: к небу или в глубину комнаты. Тот факт, что свет, проходящий через отверстие шириной всего в 0,004 дюйма при длине в 0,016 дюйма, мог вызвать изгиб, кажется нам удивительным.

Не зная еще, как необычайно чувствительны к свету семядоли Phalaris, мы попытались зарисовать их круговую нутацию в темноте при помощи маленькой восковой свечки, которую при каждом наблюдении держали в течение одной или двух минут приблизительно в одном и том же положении, немного слева перед вертикальной стеклянной пластинкой, на которой делали чертеж. Всего было сделано в течение дня семнадцать таких наблюдений над проростками через интервалы от получаса до трех четвертей часа. Поздно вечером мы с удивлением заметили, что все 29 семядолей сильно изогнулись к вертикальной стеклянной пластинке с небольшим уклоном влево, где держали свечу. Чертежи показывали, что они двигались, делая зигзаги. Таким образом, экспозиция на слабом свету в течение очень короткого времени через указанные выше интервалы оказалась достаточной, чтобы вызвать хорошо выраженный гелиотропический изгиб. Аналогичный случай наблюдался у гипокотилей *Solanum lycopersicum*. Сначала мы в обоих случаях приписывали этот результат последействию света. Однако, прочитав о наблюдениях Визнера,* на которых мы еще остановимся

* «Sitz. der K. Akad. der Wissensch.» (Wien), Jan. 1880, S. 12.

в последней главе, мы не можем сомневаться, что перемежающийся свет является более деятельным, чем непрерывный, ибо растения особенно чувствительны ко всякому контрасту в его напряжении.

К очень ослабленному свету семядоли Phalaris изгибаются значительно более медленно, чем к яркому. Так, в опытах с проростками, помещенными в темной комнате в 12 футах от очень маленькой лампы, через 3 часа они образовали едва заметные и сомнительные изгибы в сторону лампы, а через 4 часа хотя и слабые, но все же не вызывающие сомнений изгибы. Через 8 часов 40 минут хорды образованных семядолями дуг составляли с вертикалью в среднем угол всего в 16°. Если бы свет был ярким, то проростки изогнулись бы значительно сильнее в течение 1 или 2 часов. Несколько опытов были сделаны с проростками, помещенными в темной комнате на различных расстояниях от небольшой лампы. Но мы приведем здесь всего лишь один опыт. Шесть горшков были помещены на расстоянии в 2, 4, 8, 12, 16 и 20 футов от лампы, перед которой они были оставлены на 4 часа. Так как свет с расстоянием уменьшается в геометрической прогрессии, то во 2-м горшке проростки получали $^1/_4$, в 3-м $^1/_{16}$, в 4-м $^1/_{36}$, в 5-м $^1/_{64}$ и в 6-м $^1/_{100}$ количества света, полученного проростками в первом, т. е. ближайшем, горшке. Следовательно, можно было ожидать, что в степени гелиотропического изгиба проростков в отдельных горшках будет огромная разница. И действительно, между проростками, стоявшими наиболее близко и наиболее далеко от лампы, наблюдалась хорошо выраженная разница; однако в каждой из следующих одна за другой пар горшков разница была чрезвычайно мала. Чтобы избежать всякой предвзятости, мы попросили трех лиц, ничего не знавших об опыте, расположить горшки в порядке, соответствующем степени изгиба семядолей. Первое лицо расположило их в правильной последовательности, однако долго сомневалось относительно положения горшков, отдаленных на 12 и 16 футов. Между тем, они получали свет в отношении 36 к 64. Второе лицо также расположило их правильно, однако выражало сомнение относительно горшков, отдаленных на 8 и 12 футов, которые получали свет в отношении 16 к 36. Третье лицо расположило их неправильно и выражало сомнения относительно четырех горшков. Эти данные убедительно показывают, как мало разнился изгиб проростков в следующих друг за другом горшках по сравнению с большой разницей в количестве света, которое они получали. Следует отметить, что никакого избытка света не было, ибо даже в наиболее близком горшке семядоли изгибались лишь незначительно и медленно. Вблизи 6-го горшка, на расстоянии 20 футов от лампы, при свете последней мы едва могли различить точку с диаметром в 3,56 мм (0,14 дюйма), сделанную на белой бумаге тушью, но совсем не могли различить точки с диаметром в 2,29 мм (0,09 дюйма).

Степень изгиба семядолей Phalaris в пределах данного времени зависит не только от количества бокового света, которое они могут при этом получить, но и от того света, который они получили раньше сверху и со всех сторон. Аналогичные факты были указаны и в отношении никтитропических и периодических движений растений. Из двух горшков, с проросшими в темноте проростками Phalaris, один был оставлен в темноте, а другой выставлен (26 сентября) на свет в теплице в течение пасмурного дня и следующего ясного утра. В это утро (27-го) в 10 часов 30 минут оба горшка были помещены в ящик, вычерненный внутри и открытый спереди, и поставлены перед северо-восточным окном, защищенным полотняной и муслиновой занавесками и одним полотенцем,

так что, хотя небо было ясное, света доходило немного. Каждый раз, когда производились наблюдения, это делалось возможно более быстро, причем семядоли устанавливались поперек направления лучей света, так что их изгиб не мог от этого увеличиваться или уменьшаться. Через 50 минут проростки, которые предварительно находились в темноте, как будто начали изгибаться, а через 70 минут оказались несомненно изогнутыми, хотя и очень слабо, к окну. Через 85 минут некоторые из проростков, которые предварительно были освещены, повидимому, начали обнаруживать реакцию, а через 100 минут несколько более молодых несомненно немного изогнулись к свету. В это время (т. е. через 100 минут) между изгибами проростков в двух горшках наблюдалась ясная разница. Через 2 часа 12 минут хорды дуг четырех наиболее сильно изогнутых проростков в каждом горшке были измерены, причем средний угол отклонения от перпендикуляра у проростков, находившихся раньше в темноте, составлял 19°, а у проростков, которые предварительно были освещены, — только 7°. В течение следующих двух часов эта разница не уменьшалась. Для проверки проростки в обоих горшках были затем помещены на два часа в полную темноту, чтобы на них мог подействовать апогеотропизм. Оказалось, что проростки в одном горшке, слабо изогнутые, за это время почти совсем выпрямились, тогда как более изогнутые в другом горшке сохраняли еще ясный изгиб.

Двумя днями позже опыт был повторен, с той лишь разницей, что через окно проходило еще меньше света, так как оно было закрыто полотняной и муслиновой занавесками и двумя полотенцами. Кроме того, небо было несколько менее ясное. Результат получился такой же, как и раньше, за исключением того, что все происходило значительно медленнее. Проростки, находившиеся предварительно в темноте, через 54 минуты еще не обнаруживали никаких изгибов, но оказались изогнутыми через 70 минут. Проростки, предварительно освещавшиеся, дали слабую реакцию только по истечении 130 минут. Через 145 минут некоторые из проростков в этом горшке были несомненно изогнуты к свету, причем на этот раз между двумя горшками была ясная разница. Через 3 часа 45 минут были измерены хорды дуг 3 проростков из каждого горшка, и оказалось, что среднее отклонение от перпендикуляра для проростков в горшке, находившемся предварительно в темноте, составляло 16°, а для проростков, которые предварительно были освещены, — всего лишь 5°.

Таким образом, изгиб семядолей Phalaris к боковому свету несомненно находится в зависимости от степени предварительного освещения проростков. Сейчас мы увидим, что влияние света на их изгиб продолжается и в течение короткого времени после устранения источника света. Эти факты, а также и то, что, как показали опыты с растениями перед лампою, увеличение и уменьшение изгиба совсем не пропорциональны количеству полученного света, согласно говорят о том, что свет действует на растения, как возбудитель, приблизительно так же, как и на нервную систему животных, а не непосредственно на клетки или клеточные стенки, которые своим сокращением или растяжением вызывают изгиб.

Попутно было уже показано, как медленно изгибаются семядоли Phalaris к очень слабому свету. Но когда их поместили перед яркой парафиновой лампой, то их верхушки все изогнулись к ней под прямым углом в течение 2 часов 20 минут. Гипокотили *Solanum lycopersicum* в течение утра изогнулись под прямым углом к северо-восточ-

ному окну. В 1 час дня (21 октября) горшок был повернут кругом, так что проростки оказались направленными от света; однако к 5 часам дня их изгиб изменил свое направление, и они снова были обращены к свету. Таким образом, за 4 часа проростки переместились на 180°, предварительно изогнувшись утром на угол около 90°. Впрочем, поворот в обратную сторону в течение первой половины изгиба происходил при содействии апогеотропизма. Аналогичные случаи наблюдались и у других проростков, например у *Sinapis alba*.

Мы пытались выяснить, какова наименьшая продолжительность освещения, на которую реагируют семядоли Phalaris, но это оказалось трудным вследствие их быстрого кругового нутационного движения. Кроме того, в зависимости от возраста, они обнаруживают большие различия в чувствительности. Тем не менее, некоторые из наших наблюдений следует привести. Горшки с проростками были помещены перед микроскопом, снабженным окулярным микрометром, каждое деление которого равнялось $^1/_{500}$ дюйма (0,051 мм). Сначала они освещались светом от парафиновой лампы, который проходил через раствор двухромовокислого калия и не вызывал гелиотропического изгиба. Таким образом, направление, в котором семядоли нутировали по кругу, могло быть наблюдаемо независимо от какого-либо влияния со стороны света, а поворачивая горшки кругом, можно было заставить проростки нутировать по кругу в направлении, поперечном к линии, по которой свет должен был действовать на них после удаления раствора. Тот факт, что направление кругового нутационного движения в каждый момент может изменяться, и растение, таким образом, независимо от действия света, может изогнуться или к лампе, или от нее, придавал результатам элемент недостоверности. После удаления раствора пять проростков, нутировавших по кругу поперек направления света, начали двигаться к нему через 6, 4, $7^1/_2$, 6 и 9 минут. В одном из этих случаев верхушка семядоли, двигаясь к свету, пересекла пять делений микрометра (т. е. $^1/_{100}$ дюйма, или 0,254 мм) в течение 3 минут. Из двух проростков, которые в момент удаления раствора двигались прямо от света, один начал двигаться к нему через 13, а другой — через 15 минут. Наблюдения над этим последним проростком велись более часа, и все это время он продолжал двигаться к свету. В одном случае он прошел 5 делений микрометра (0,254 мм) за 2 минуты 30 секунд. Во всех этих случаях скорость движения к свету была весьма неодинакова, и семядоли часто в течение нескольких минут оставались почти неподвижными, а две из них двигались немного назад. Другой проросток, нутировавший по кругу поперек направления света, начал двигаться в сторону последнего через 4 минуты после того, как раствор был удален. Затем, в течение 10 минут он оставался почти неподвижным, после чего пересек 5 делений микрометра за 6 минут и еще 8 делений за 11 минут. Эта неодинаковая скорость движения, прерываемого паузами и вначале иногда с отклонениями назад, хорошо согласуется с нашим выводом, что гелиотропизм представляет собою видоизмененную круговую нутацию.

Чтобы выяснить, как долго длится последействие света, горшок с проростками Phalaris, проросшими в темноте, был помещен перед северо-восточным окном, будучи со всех других сторон защищен от света. На горизонтальной стеклянной пластинке зарисовывалось движение одной семядоли. В течение первых 24 минут она нутировала по кругу вокруг одного и того же места, а в течение следующих 1 часа 33 минут быстро двигалась к свету. Затем (т. е. через 1 час 57 минут) свет был со-

вершенно исключен, однако семядоли продолжали изгибаться в том же направлении, что и прежде, несомненно в течение более 15 минут и вероятно около 27 минут. Сомнение возникло потому, что необходимо было избегать частого осмотра проростков, чтобы не подвергать их таким образом действию света, хотя бы и мгновенному. Этот же проросток находился затем в темноте до 2 часов 18 минут дня. К этому времени вследствие апогеотропизма он опять принял свое первоначальное вертикальное положение, после чего был снова выставлен на свет, исходивший от пасмурного неба. К 3 часам дня он передвинулся на очень короткое расстояние к свету, но в течение следующих 45 минут быстро двигался к нему. После этой экспозиции в течение 1 часа 27 минут при довольно тусклом дневном свете, последний снова был совершенно исключен, однако семядоля продолжала изгибаться в том же направлении, что и прежде, в течение 14 минут, с очень небольшой предельной ошибкой. Затем она была перенесена в темноту, где изгибалась назад, так что через 1 час 7 минут она находилась вблизи того самого места, откуда начала двигаться в 2 часа 18 минут пополудни. Эти наблюдения показывают, что семядоли Phalaris, предварительно подвергнутые действию бокового освещения, продолжают изгибаться в том же направлении в течение промежутка времени от 15 минут до получаса.

В двух только что приведенных опытах семядоли двигались назад, т. е. от света, вскоре после перенесения их в темноту. Зарисовывая круговую нутацию различного рода проростков, освещенных сбоку, мы неоднократно наблюдали, что поздно вечером, когда света было мало, они двигались от него. Это явление показано на некоторых из диаграмм, приведенных в предшествующей главе. У нас возникло желание установить, зависит ли это исключительно от апогеотропизма или же орган, изогнувшись к свету, стремится отклониться от него под влиянием какой-либо другой причины, начинающей проявлять свое действие в отсутствии света. В виду этого два горшка с проростками Phalaris и один с проростками Brassica были выставлены на 8 часов перед парафиновою лампой. За это время семядоли первого и гипокотили второго растения изогнулись под прямым углом к свету. Затем горшки были быстро положены горизонтально, так что верхние части семядолей и гипокотилей 9 проростков были направлены вертикально вверх, что было проверено при помощи свинцового отвеса. В этом положении апогеотропизм не мог на них действовать, и если бы им была свойственна тенденция выпрямляться или изгибаться в направлении, противоположном их прежнему гелиотропическому изгибу, то это обнаружилось бы, ибо вначале апогеотропизм противодействовал бы этому очень незначительно. Они оставались в темноте 4 часа, и в течение этого времени было произведено два наблюдения. Однако никакого однообразного отклонения, направленного против их прежнего гелиотропического изгиба, подметить не удалось. Мы сказали *однообразного* отклонения, так как в своем новом положении проростки нутировали по кругу и через 2 часа отклонились от вертикали в различных направлениях (между 4 и 11°). Еще через два часа их направление опять изменилось, и то же самое наблюдалось и на следующее утро. Мы можем, следовательно, заключить, что изгиб растений назад от света, когда последний ослабевает или гаснет, полностью обусловлен апогеотропизмом.*

* Из одной ссылки, приведенной у Визнера («Die undulierende Nutation der Internodien», S. 7), повидимому, следует, что г. Мюллер из Тургау нашел, что из-

В различных наших опытах мы часто удивлялись той точности, с какой проростки направлялись к источнику света, хотя бы и незначительных размеров. Чтобы проверить это, большое количество проростков Phalaris, которые проросли в темноте, в очень узком ящике длиною в несколько футов, были помещены в затемненной комнате на небольшом расстоянии от лампы с маленьким цилиндрическим фитилем. Таким образом, чтобы направиться к свету, семядоли на двух концах и в средней части ящика должны были изогнуться в довольно различных направлениях. После того как они образовывали прямоугольные изгибы, параллельно сначала одной, а затем другой семядоле, в непосредственной близости над ними, двумя лицами натягивалась длинная белая нить. Оказалось, что она почти во всех случаях действительно пересекала маленький круглый фитиль потушенной теперь лампы. Отклонение, насколько мы могли судить, никогда не превышало одного или двух градусов. Эта необычайная точность кажется сначала поразительной, однако по существу в ней нет ничего удивительного, ибо у вертикального цилиндрического стебля, каково бы ни было его положение относительно света, всегда точно одна половина его окружности будет освещена, а другая будет находиться в тени. А так как разница в степени освещения двух сторон является возбуждающей причиной гелиотропизма, то цилиндр естественно должен с большой точностью изогнуться к свету. Однако семядоли Phalaris в сечении не цилиндричны, а овальны, причем отношение длинной оси к короткой (у одной, которая была измерена) было 100 к 70. Тем не менее, в точности направления их изгиба нельзя было открыть никакой разницы, были ли они обращены к свету своей широкой или узкой стороной или же занимали промежуточное положение. То же самое наблюдалось и у семядолей *Avena sativa*, которые в сечении также овальны. Далее, после небольшого размышления становится ясным, что в каком бы положении ни находились семядоли, всегда имеется линия наибольшего освещения, расположенная точно против источника света, по обе стороны от которой будет получаться одинаковое количество света. Но если овал стоит косо по отношению к свету, то последний будет распределяться с одной стороны от средней линии на более широкую поверхность чем с другой. Мы можем, следовательно, сделать вывод, что одно и то же количество света, будет ли оно рассеяно по более широкой поверхности или сконцентрировано на меньшей, вызовет в точности один и тот же эффект. В длинном узком ящике семядоли стояли по отношению к источнику света во всех возможных положениях, и, однако, все они безошибочно изогнулись в его сторону.

Что изгиб семядолей к свету зависит от полного освещения одной стороны или от затемнения всей противоположной, а не от действия света на узкую продольную зону, расположенную на пути его лучей, показали опыты с пятью семядолями Phalaris, которые были закрашены тушью вдоль одной стороны. После этого они были помещены на столе около юго-западного окна так, что окрашенная половина была направлена либо вправо, либо влево. В результате, вместо изгибов по прямой линии к окну, они образовали изгибы от окна и к неокрашенной стороне под углами в 35°, 83°, 31°, 43° и 39°. Следует отметить, что едва ли было возможно в точности окрасить одну половину или же поме-

гибающийся гелиотропически стебель в то же самое время, под влиянием апогеотропизма, стремится принять вертикальное положение.

стить овальные в сечении проростки в совершенно одинаковое положение относительно света, и этим можно объяснить различия в углах. Пять семядолей Avena были окрашены точно так же, но с большей тщательностью. Они также отклонились от линии, направленной к окну, к неокрашенной стороне, под углами 44°, 44°, 55°, 51° и 57°. Это отклонение семядолей от окна понятно, ибо вся неокрашенная сторона должна была получить некоторое количество света, в то время как противоположная, окрашенная, не получала ничего. Однако узкая зона на неокрашенной стороне прямо против окна должна была получать больше света, а все задние части (полуовал в сечении) в различных степенях все меньше и меньше. Отсюда мы можем заключить, что угол отклонения является результантой действия света на всю неокрашенную сторону.

Следует отметить, что окрашивание тушью не повреждает растений, по крайней мере, в течение нескольких часов. Оно могло бы повредить им, лишь прекращая дыхание. Чтобы установить, скоро ли вызывается таким образом повреждение, верхние половины 8 семядолей Avena были покрыты толстым слоем прозрачного вещества: 4 гуммиарабиком и 4 желатиной. Утром они были поставлены перед окном и к вечеру нормально наклонились к свету, хотя были покрыты теперь сухими корками гуммиарабика и желатины. Кроме того, если бы проростки, окрашенные в продольном направлении тушью, были повреждены на окрашенной стороне, то противоположная сторона продолжала бы расти, и в конце концов они изогнулись бы к окрашенной стороне. Между тем, как мы видели, изгиб всегда происходил в противоположном направлении, т. е. к неокрашенной стороне, которая была выставлена на свет. Мы наблюдали действие продольного повреждения одной стороны семядолей Avena и Phalaris, а именно, раньше, чем мы узнали, что жир является для них весьма вредным, мы смазали некоторые из них вдоль одной стороны смесью масла и ламповой сажи и затем поместили перед окном. Другие, так же обмазанные семядоли испытывались затем в темноте. Все они вскоре ясно изогнулись к зачерненной стороне, очевидно, вследствие того, что жир задерживал на этой стороне их рост, в то время как на противоположной стороне рост продолжался. Следует, однако, отметить, что этот изгиб отличается от изгиба, вызванного светом, который, в конце концов, локализуется возле почвы. Эти проростки впоследствии не отмерли, но были сильно повреждены и росли плохо.

Локализация чувствительности к свету и передача его действия

Phalaris Canariensis. — Наблюдая, с какою точностью семядоли этого растения изгибались к свету небольшой лампы, мы пришли к мысли, что самая верхняя часть семядоли определяла направление изгиба части, расположенной ниже. Когда на семядоли действует боковой свет, то сначала изгибается верхняя часть, а позже изгиб постепенно распространяется вниз к основанию и, как мы сейчас увидим, даже несколько ниже почвы. Это относится к семядолям, имеющим в высоту от 0,1 дюйма и меньше (явление этого рода наблюдалось у одной семядоли, имевшей только 0,03 дюйма в высоту) до 0,5 дюйма. Когда же они достигают в высоту приблизительно одного дюйма, то базальная часть, на протяжении от 0,15 до 0,2 дюйма от почвы, перестает изгибаться. Так как у молодых семядолей нижняя часть продолжает изгибаться и после того, как верхняя хорошо изогнулась в сторону бокового света,

то, в конце концов, верхушка оказалась бы направленной не к свету, а к земле, если бы апикальная часть не начинала изгибаться в обратную сторону и не выпрямлялась, как только верхняя выпуклая поверхность изогнутой вниз части начнет получать больше света, чем нижняя вогнутая. Положение, окончательно принятое молодыми и вертикальными семядолями, находившимися на свету, который поступал наискось сверху через окно, показано на прилагаемом рисунке (рис. 181); как можно видеть, вся верхняя часть сделалась почти совсем прямой. Когда семядоли находились перед яркой лампой, будучи расположены на одном с нею уровне, то верхняя часть, которая сначала была сильно изогнута к свету, выпрямилась и сделалась строго параллельной поверхности почвы в горшках, базальная же часть изогнулась под прямым углом. Весь этот большой изгиб, вместе с последующим выпрямлением верхней части, часто происходил в течение немногих часов.

После того как самая верхняя часть немного изогнулась к свету, ее вес должен способствовать увеличению изгиба нижней части. Однако несколькими способами было показано, что такое действие тяжести совершенно незначительно. Когда маленькие колпачки из станиоля (которые будут описаны позже) насаживались на верхушки семядолей, то хотя это должно было значительно увеличить вес последних, скорость или степень изгиба от этого не увеличивалась. Но наиболее очевидным стало это тогда, когда горшки с проростками Phalaris были помещены перед лампой в таком положении, что семядоли оказались горизонтальными и были направлены перпендикулярно к лучам света. Через $5^1/_2$ часов они изогнулись к свету, образовав прямой угол с основаниями. Этому резкому изгибу ни в малейшей степени не мог способствовать вес верхней части, который действовал под прямым углом к плоскости изгиба.

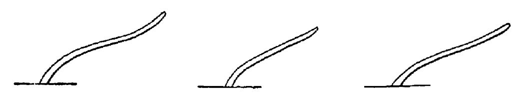


Рис. 181. *Phalaris Canariensis*

Семядоли после экспозиции в ящике, открытом с одной стороны, перед юго-западным окном в течение 8 часов. Изгиб к свету зарисован в точности. Короткие горизонтальные линии показывают уровень почвы.

Дальше будет показано, что когда верхние половинки семядолей Phalaris и Avena заключались в маленькие трубки из станиоля или зачерненного стекла, представлявшие механическое препятствие для изгиба верхней части, то нижняя, не заключенная в трубку, часть при освещении сбоку не изгибалась. У нас возникла мысль, что этот факт может быть обусловлен не затемнением верхней части, а наличием известной необходимости, чтобы изгиб постепенно распространялся вниз по семядолям, так что, пока не изогнется верхняя часть, нижняя изогнуться не может, как бы сильно она к этому ни побуждалась. Для нашей цели необходимо было установить, правильна ли эта мысль, и оказалось, что она неверна, ибо нижние половинки нескольких семядолей изогнулись к свету, хотя их верхние половинки и были заключены в маленькие стеклянные трубки (не зачерненные), которые, насколько мы могли судить, препятствовали их изгибу. Так как, однако, находящаяся внутри трубки часть, возможно, могла изогнуться в очень незначительной степени, то к верхней части 15 семядолей с одной стороны их были приклеены шеллаком тонкие твердые палочки или плоские осколки тонкого стекла, а в шести случаях они были, кроме того, привязаны нитками. Таким образом, эти части были принуждены оставаться совершенно прямыми. В результате нижние половинки всех семядолей изогнулись к свету, но по большей части не так сильно, как соответствующие части проростков, оставленных в тех же горшках свобод-

ными. Быть может, это следовало объяснить небольшим повреждением, причиненным тем, что значительная поверхность была смазана шеллаком. Можно добавить, что когда на семядоли Phalaris и Avena действует апогеотропизм, то первой начинает изгибаться верхняя часть. Но если эту часть сделать несгибающейся по только что описанному способу, то это не препятствует изгибу базальной части вверх.

Чтобы проверить наше предположение, что верхняя часть семядолей Phalaris, освещенных сбоку, регулирует изгиб нижней части, было произведено много опытов; однако большинство наших первых попыток, по различным причинам, разбирать которые подробно не стоит, оказались безрезультатными. У семи проростков были срезаны верхушки длиною от 0,1 до 0,16 дюйма, после чего они целый день были освещены сбоку и, несмотря на то, остались прямыми. У другой серии из 47 семядолей были срезаны кончики длиною всего около 0,05 дюйма (1,27 мм), и они изогнулись к боковому свету, но далеко не так сильно, как многие другие проростки в тех же горшках. Этот последний пример, показывает, что срезание верхушек само по себе не настолько повреждает растения, чтобы воспрепятствовать проявлению гелиотропизма. Но в то время мы думали, что такое повреждение может произойти при срезании верхушек значительной длины, как в первой серии опытов. Поэтому опытов этого рода больше не производилось, и теперь мы жалеем об этом, так как позже мы нашли, что когда верхушки трех семядолей были срезаны на 0,2 дюйма и четырех других — на 0,14, 0,12, 0,1 и 0,07 дюйма и все они были помещены горизонтально, то ампутация ни в малейшей степени не помешала им изогнуться вертикально вверх, вследствие действия апогеотропизма, подобно неоперированным экземплярам. Поэтому совершенно невероятно, чтобы ампутация верхушек длиной от 0,1 до 0,14 дюйма могла препятствовать нижней части изгибаться к свету вследствие причиненного таким образом повреждения.

Затем мы испытывали действие покрывания верхней части семядолей Phalaris маленькими колпачками, непроницаемыми для света, причем вся нижняя часть оставалась совершенно открытой перед юго-западным окном или яркой парафиновой лампой. Некоторые колпачки были сделаны из чрезвычайно тонкого зачерненного внутри станиоля. Иногда, хотя и редко, они имели тот недостаток, что были слишком тяжелы, особенно если были сложены вдвое. Нижние края колпачка можно было привести в тесное соприкосновение с семядолями путем прижимания их, что, однако, требовало осторожности, чтобы не повредить растения. Впрочем, каждое причиненное таким образом повреждение можно было обнаружить, удаляя колпачки и пробуя, остались ли семядоли после этого чувствительными к свету. Другие колпачки делались из трубочек тончайшего стекла, которые после окрашивания в черный цвет служили хорошо, но имели тот большой недостаток, что нижние края их нельзя было сжимать. Впрочем, применялись трубки, которые почти совсем плотно охватывали семядоли, а на земле, чтобы предотвратить отражение света от почвы вверх, вокруг каждого из проростков помещалась черная бумага. Такие трубки в одном отношении были значительно лучше, чем колпачки из станиоля, а именно, они давали возможность одновременно покрывать некоторые семядоли прозрачными, а другие непрозрачными трубками, и таким образом наши опыты можно было контролировать. Следует иметь в виду, что для опытов отбирались молодые семядоли и что последние, если им не ставили препятствий, наклонялись к свету до самой почвы.

Мы начнем со стеклянных трубок. Верхушки девяти семядолей, несколько различающихся по высоте, менее чем на половину своей длины были заключены в бесцветные или прозрачные трубки. Затем они были выставлены в ясный день

на 8 часов перед юго-западным окном. Все они сильно изогнулись к свету, в такой же степени, как и многие другие свободные проростки в тех же горшках. Таким образом, стеклянные трубки наверное не препятствовали семядолям изгибаться к свету. Девятнадцать других семядолей одновременно были подобным же образом заключены в трубки, густо окрашенные тушью. У пяти из них краска, к нашему удивлению, после экспозиции на солнечном свету съежилась, причем образовались очень узкие трещинки, через которые проходило немного света. Эти пять случаев были отброшены. Из остальных 14 семядолей, нижние половинки которых в течение всего времени находились на полном свету, 7 остались совершенно прямыми и вертикальными, 1 изогнулась к свету значительно и 6 слегка; однако остававшиеся открытыми основания большинства из них были почти или совершенно прямы. Возможно, что немного света могло отражаться вверх от почвы и входить в основания этих 7 трубок, так как солнце светило ярко, хотя на почву вокруг них и были положены куски зачерненной бумаги. Тем не менее, 7 слегка изогнутых семядолей вместе с 7 прямыми по своему виду представляли в высшей степени замечательный контраст со многими другими проростками в тех же горшках, не подвергшимися никакой обработке. Затем, у 10 из этих проростков зачерненные трубки были удалены, и после этого в течение 8 часов они находились перед лампой. 9 из них изогнулись к свету сильно и 1 умеренно, доказывая этим, что прежнее отсутствие всякого изгиба в базальной части либо наличие лишь слабого изгиба были обусловлены затемнением верхней части.

Аналогичные наблюдения были затем произведены над 12 более молодыми семядолями, верхние половинки которых были заключены в стеклянные трубки, покрытые черным лаком, а нижние полностью находились на ярком солнечном свету. У этих более молодых проростков, как наблюдалось и в нескольких других случаях, чувствительная зона, повидимому, тянулась несколько далее вниз, ибо два из них изогнулись к свету почти так же сильно, как и свободные проростки. Остальные десять были изогнуты слегка, хотя базальная часть нескольких из них, нормально изгибающаяся больше, чем какая-либо другая, едва обнаруживала следы изгиба. Эти 12 проростков, взятые вместе, по степени своего изгиба сильно отличались от большого количества всех других проростков в тех же горшках.

Лучшее доказательство эффективности зачерненных трубок было получено попутно в некоторых опытах, которые будут описаны позже. Верхние половинки 14 семядолей были заключены в трубки, с которых была соскоблена чрезвычайно узкая полоска черного лака. Эти светлые полоски были обращены не к окну, а наискось к одной стороне комнаты, так что на верхние половинки семядолей могло действовать лишь очень малое количество света. Эти 14 проростков в течение восьми часов экспозиции перед юго-западным окном в туманный день оставались совершенно прямыми, в то время как все многочисленные другие свободные проростки в тех же горшках сильно изогнулись к свету.

Теперь мы обратимся к опытам с колпачками, сделанными из очень тонкого станиоля. Они были в различное время насажены на верхушки 24 семядолей и покрывали их на расстоянии от 0,15 до 0,2 дюйма. Проростки освещались сбоку в течение промежутков времени от 6 часов 30 минут до 7 часов 45 минут, чего было достаточно, чтобы заставить все другие проростки в тех же горшках изогнуться к свету почти под прямым углом. По высоте они варьировали от 0,04 до 1,15 дюйма; однако большинство имело в длину около 0,75 дюйма. Из 24 семядолей с защищенными таким образом верхушками 3 изогнулись сильно, но не в направлении света, и так как они не выпрямились в течение следующей ночи под действием апогеотропизма, то или колпачки были слишком

тяжелы или же сами растения были слабы. Эти три случая могут быть исключены. Для рассмотрения остается 21 семядоля. Из них 17 оставались все время совершенно прямыми, 4 других слегка наклонились к свету, однако несравненно слабее многих свободных проростков в тех же горшках. Так как стеклянные трубки, если они не окрашены, не препятствуют семядолям сильно изгибаться, то невозможно предположить, чтобы колпачки из очень тонкого станиоля оказывали подобное действие вследствие какой-либо иной причины, кроме прекращения доступа света. Для доказательства того, что растения не были повреждены, у 6 прямых семядолей колпачки были удалены, и проростки были помещены перед парафиновой лампой на то же время, что и прежде, и на этот раз все они сильно изогнулись к свету.

Так как колпачки глубиною от 0,15 до 0,2 дюйма оказались весьма эффективными в смысле предупреждения изгибов семядолей к свету, то 8 других проростков были защищены колпачками глубиною всего от 0,06 до 0,12 дюйма. Из них два остались вертикальными, один изогнулся к свету значительно и пять слегка, однако гораздо меньше, чем свободные проростки в тех же горшках.

Другой опыт был поставлен несколько иначе, а именно, мы обвязали полосками из станиоля, около 0,2 дюйма шириною, верхнюю часть, но не самую верхушку восьми средне-молодых проростков, имевших в высоту немного более полудюйма. Таким образом, верхушки и базальные части оставались совершенно открытыми для бокового света в течение 8 часов, между тем как верхняя промежуточная зона была закрыта. У четырех из этих проростков верхушки были открыты на протяжении 0,05 дюйма, и у двух из них эта часть изогнулась к свету, но вся нижняя часть оставалась совершенно прямой, в то время как два другие проростка по всей своей длине слегка изогнулись к свету. Верхушки четырех других проростков были выставлены на 0,04 дюйма, и из них один остался почти прямым, в то время как другие три значительно изогнулись к свету. Находившиеся в тех же горшках в большом количестве свободные проростки все сильно изогнулись к свету.

Из этих нескольких серий опытов, включая опыты со стеклянными трубками и опыты со срезанием верхушек, мы можем заключить, что затемнение верхней части семядолей Phalaris препятствует нижней части изгибаться, хотя бы она полностью была освещена с одной стороны. Верхушка на протяжении 0,04 или 0,05 дюйма, хотя сама она чувствительна и изгибается к свету, обладает лишь слабой способностью вызывать изгибы нижней части. Точно так же не имеет большого влияния на изгиб нижней части затемнение верхушки на протяжении 0,1 дюйма. С другой стороны, затемнение верхушки на протяжении от 0,15 до 0,2 дюйма или всей верхней половины явно препятствует нижней и полностью освещенной части изгибаться так (см. рис. 181), как это неизменно бывает, когда свободная семядоля освещена сбоку. У очень молодых проростков чувствительная зона, повидимому, простирается, по отношению к их высоте, значительно дальше вниз, чем у более старых проростков. Мы должны, следовательно, заключить, что когда проростки свободно выставлены на боковой свет, то из верхней части в нижнюю передается некоторое влияние, заставляющее последнюю изгибаться.

Этот вывод находит поддержку также в том, что можно наблюдать в небольшом масштабе, особенно у молодых семядолей, без какого-либо искусственного затемнения, а именно, они изгибаются под землею, куда никакой свет не доходит. Семена Phalaris были покрыты слоем очень тонкого песку толщиною в одну четверть дюйма, состоящего из чрезвычайно мелких зерен кремнезема, покрытых окисью железа. Слой этого песка, увлажненного в той же степени, что и слой над семенами, был насыпан на стеклянную пластинку. Когда этот слой имел 0,05 дюйма в толщину (по тщательному измерению), то не

заметно было света, который проходил бы через него от ясного неба, и лишь при рассмотрении через длинную зачерненную трубу можно было заметить следы света, однако, вероятно, слишком незначительные, чтобы они могли действовать на растение. Слой в 0,1 дюйма толщиною, если судить по оценке на-глаз с помощью трубы, был совершенно непроницаем для света. Быть может, следует добавить, что, высохнув, этот слой равным образом оставался непроницаемым для света. Во влажном состоянии этот песок поддавался самому легкому давлению, а также совершенно не сжимался и не растрескивался. В первом опыте семядоли, достигшие умеренной высоты, в течение 8 часов находились перед парафиновой лампой и сильно изогнулись. У их оснований, с затененной стороны, противоположной свету, образовались хорошо отграниченные, имеющие форму полумесяца открытые бороздки, которые (при измерении под микроскопом с микрометром) имели от 0,02 до 0,03 дюйма в ширину и которые, очевидно, образовались благодаря изгибанию к свету находящихся в земле оснований семядолей. Со стороны света семядоли тесно соприкасались с песком, который образовал здесь очень небольшое возвышение. При удалении острым ножом песка с одной стороны семядолей по линии света оказалось, что изогнутая часть и открытые бороздки простирались вниз на глубину около 0,1 дюйма, куда свет доходить не мог. Хорды коротких находившихся в земле дуг образовали в четырех случаях с вертикалью углы в 11°,13°, 15° и 18°. К следующему утру эти короткие изогнутые участки под влиянием апогеотропизма выпрямились.

В следующем опыте такой же подготовке подверглись значительно более молодые семядоли, но они были выставлены на довольно слабый боковой свет. Через несколько часов одна изогнутая семядоля, высотою в 0,03 дюйма, имела на затененной стороне открытую бороздку шириною в 0,04 дюйма. Другая семядоля высотой всего в 0,13 дюйма оставила бороздку шириною в 0,02 дюйма. Однако интереснее всего было то, что одна семядоля, которая только что выдвинулась из почвы и имела всего 0,03 дюйма в высоту, оказалась изогнувшейся к свету на расстоянии в 0,2 дюйма ниже поверхности. На основании того, что мы знаем о непроницаемости этого песка для света, можно заключить, что в этих нескольких случаях верхняя освещенная часть должна была определять изгиб частей, находящихся ниже в земле. Повидимому, здесь есть, однако, основание для сомнений: так как семядоли непрерывно нутируют по кругу, то они должны образовывать вокруг своих оснований узенькую щель или бороздку, которая может пропускать немного света со всех сторон. Однако это не должно иметь места при освещении сбоку, ибо мы знаем, что семядоли быстро изгибаются к боковому свету и прижимаются затем к песку с освещенной стороны так сильно, что образуют в нем бороздку, а это действительно исключает доступ света с соответствующей стороны. Всякий свет, проникающий с противоположной, затененной стороны, где образуется открытая бороздка, противодействовал бы изгибу к лампе или к другому источнику света. Можно добавить, что применение тонкого влажного песка, который легко уступает надавливанию, в указанных выше опытах было необходимым условием, ибо проростки, выросшие в обыкновенной, не особенно влажной почве и находившиеся в течение 9 часов 30 минут на сильном боковом свету, не образовали открытых бороздок у своих оснований на затененной стороне и не изгибались ниже поверхности почвы.

Быть может, наиболее поразительное доказательство действия верхней части семядолей Phalaris на нижнюю часть, при освещении сбоку, было получено в опытах с зачерненными стеклянными трубками (упомянутыми раньше) с очень узкими полосками соскобленного с одной стороны лака, через которые проходило немного света. Ширина этих полосок или щелей варьировала

между 0,01 и 0,02 дюйма (0,25 и 0,51 мм). Семядоли, верхние половинки которых были заключены в такие трубки, были помещены перед юго-западным окном в таком положении, что соскобленные полоски были обращены не прямо к окну, а косо в одну сторону. Экспозиция проростков продолжалась 8 часов, причем, прежде чем истекло это время, многочисленные свободные проростки в тех же горшках сильно изогнулись к окну. В этих условиях нижние половинки семядолей, верхушки которых были заключены в трубки, были полностью выставлены на дневной свет, в то время как их верхние половинки получали исключительно или главным образом рассеянный свет комнаты, да и то лишь через очень узкую щель с одной стороны. Далее, если бы изгиб нижней части определялся освещением последней, то все семядоли несомненно изогнулись бы к окну. В действительности это было далеко не так. Трубки только что описанного типа в нескольких опытах были насажены на верхние половинки 27 семядолей. 14 из них все время оставались совершенно вертикальными, так что через узкие щели рассеянный свет доходил в количестве, недостаточном для того, чтобы вызвать какой-либо эффект. Они вели себя так, как если бы их верхние половинки были заключены в совершенно зачерненные трубки. Нижние половинки 13 других семядолей изогнулись не прямо к окну, а наискось. Одна отклонилась от линии, ведущей к окну, на угол всего в 18°, но остальные 12 под углами, вариировавшими между 45°и 62°. В начале опыта на землю были положены булавки в том направлении, куда были обращены щели в слое лака, и только с этой стороны проникало небольшое количество рассеянного света. В конце опыта 7 из наклонившихся семядолей были направлены точно по линии булавок, а 6 — по линии между булавками и окном. Это промежуточное положение понятно, ибо свет от неба, проникавший наискось через щели, должен был оказывать значительно большее действие, чем рассеянный свет, проникавший через них прямо. После 8 часов экспозиции видимый контраст между этими 13 семядолями и многими другими проростками в тех же горшках, которые все (за исключением упомянутых выше 14 вертикальных) сильно наклонились по прямым и параллельным линиям к окну, был весьма замечателен. Таким образом, ясно, что небольшое количество слабого света, падающее на верхние половинки семядолей Phalaris, имеет гораздо большее значение при определении направления изгиба нижних половинок, чем полное освещение последних в течение всего времени экспозиции.

В подтверждение приведенных выше результатов, быть может, следует указать на действие густого окрашивания тушью одной стороны верхней части трех семядолей Phalaris на протяжении 0,2 дюйма от их верхушек. Эти семядоли были помещены таким образом, что неокрашенная поверхность была направлена не к окну, а немного в одну сторону. Все они изогнулись к неокрашенной стороне под углами к линии окна, достигавшими 31°, 35° и 83°. Изгиб в этом направлении простирался до их оснований, хотя вся нижняя часть была полностью освещена окном.

Наконец, хотя не может быть сомнений, что освещение верхней части семядолей Phalaris сильно действует на способность изгибаться и на самый характер изгиба нижней части, но все же некоторые наблюдения делают, повидимому, вероятным, что одновременное раздражение светом нижней части сильно благоприятствует или является почти необходимым для получения хорошо выраженного изгиба. Наши опыты были, однако, не вполне доказательны, вследствие трудности затемнения нижних половинок без создания механических препятствий для их изгиба.

Avena sativa. — Семядоли этого растения быстро изгибаются в сторону бокового света совершенно так же, как и семядоли Phalaris. Были произведены

опыты, аналогичные предыдущим, и мы опишем здесь, по возможности коротко, полученные результаты. Они несколько менее убедительны, чем в случае Phalaris, и, быть может, это следует объяснить тем, что у так долго культивируемого и такого изменчивого вида, как обыкновенный овес, длина чувствительной зоны варьирует. Для опыта были отобраны семядоли, имевшие в вышину немного менее трех четвертей дюйма. У шести из них верхушки были защищены от света колпачками из станиоля, имевшими 0,25 дюйма в глубину, а две другие — колпачками в 0,3 дюйма глубиною. Из этих 8 семядолей пять оставались прямыми в течение 8 часов экспозиции, хотя их нижние части все время были полностью освещены; две изогнулись к свету очень немного и одна значительно. На 4 других семядоли были насажены колпачки всего в 0,2 или 0,22 дюйма глубиною, и из них лишь одна осталась вертикальной, одна была слегка и две значительно изогнуты к свету. В этом и следующих случаях все свободные проростки в тех же горшках сильно наклонились к свету.

Наш следующий опыт был произведен с короткими кусочками тонких и довольно прозрачных стволов пера, ибо стеклянные трубки соответствующего диаметра были бы слишком тяжелы для семядолей. Во-первых, верхушки 13 семядолей были заключены в неокрашенные стволы пера; из них 11 изогнулись к свету сильно и 2 слегка, так что само по себе заключение верхушки в перо не препятствовало нижней части изгибаться. Во-вторых, верхушки 11 семядолей были заключены в стволы пера, имевшие в длину 0,3 дюйма и окрашенные настолько, чтобы не пропускать света. Из них 7 вовсе не изогнулись к свету, но 3 образовали слабые изгибы более или менее поперек линии света, и их, может быть, следовало бы совсем исключить. Только одна семядоля слегка наклонилась к свету. Окрашенные кусочки стволов пера, длиною в 0,25 дюйма, были насажены на верхушки 4 других семядолей, и из них только одна осталась прямой, другая изогнулась слегка, а еще две наклонились к свету так же сильно, как и свободные проростки в тех же горшках. Эти два последние случая, учитывая, что колпачки имели в длину 0,25 дюйма, являются необъяснимыми.

Наконец, верхушки 8 семядолей были покрыты гибкой и весьма прозрачной кишечной перепонкой, применяемой золотобитами, и все они так же сильно изогнулись к свету, как и свободные проростки. Верхушки 9 других семядолей были точно так же покрыты применяемой золотобитами кишечной перепонкой, которая была затем окрашена на протяжении 0,25—0,3 дюйма настолько, чтобы сделать ее непроницаемой для света. Из них 5 остались прямыми, а 4 хорошо изогнулись к свету, почти или совсем так же, как и свободные проростки. Эти последние четыре случая, равно как и два, приведенные в предыдущем абзаце, представляют резкое исключение из правила, что освещение верхней части определяет изгиб нижней. Тем не менее, 5 из этих 8 семядолей остались совершенно прямыми, хотя их нижние половинки все время были полностью освещены. Между тем было бы почти чудом, если бы пять свободных семядолей, после освещения с одной стороны в течение нескольких часов, оказались стоящими вертикально.

Семядоли Avena, подобно семядолям Phalaris, если они растут в мягком, влажном и тонком песке и изгибаются к боковому свету, оставляют на затененной стороне открытые бороздки в форме полумесяца. При этом они изгибаются и ниже поверхности на такой глубине, куда, как мы знаем, свет проникать не может. Хорды дуг находящихся в почве изогнутых участков в двух случаях составляли с вертикалью углы в 20° и 21°. Открытые бороздки на затененной стороне в четырех случаях имели в ширину 0,008, 0,016, 0,024 и 0,024 дюйма.

Brassica oleracea (обыкновенная красная капуста). — Здесь будет показано, что верхняя половина гипокотиля капусты, при освещении ее с одной стороны, определяет изгиб нижней половины. Производить опыты необходимо с молодыми проростками высотою около полудюйма или немного меньше, так как, когда они достигают в длину одного дюйма и больше, базальная часть их перестает изгибаться. Сначала мы пробовали окрашивать гипокотили тушью или срезать у них верхушки различной длины, однако приводить эти опыты не стоит, хотя они, поскольку на них можно положиться, подтверждают результаты дальнейших опытов. В этих последних верхние половинки молодых гипокотилей обертывались одним слоем кишечной золотобитной перепонки, которая затем густо окрашивалась тушью или черным жиром. В контрольном опыте такой же прозрачной, но неокрашенной перепонкой были обернуты верхние половинки 12 гипокотилей, и все они сильно изогнулись к свету, за исключением одного, который изогнулся умеренно. У двадцати других молодых гипокотилей перепонка вокруг их верхних половинок была окрашена, нижние же половинки оставались совершенно открытыми. Затем эти проростки помещались в зачерненную внутри и открытую спереди коробку и выставлялись обыкновенно на 7—8 часов либо перед юго-западным окном, либо перед парафиновой лампой. Такая экспозиция была вполне достаточной, что показывала сильно выраженная гелиотропическая реакция всех свободных проростков в тех же горшках. Тем не менее, некоторые оставлялись на свету на значительно более продолжительное время. Из 20 гипокотилей, подвергшихся такой обработке, 14 остались совершенно прямыми и 6 слегка наклонились к свету, однако 2 из этих последних не представляли действительных исключений, ибо по удалении перепонки оказалось, что она была плохо окрашена и со стороны, обращенной к свету, имела много мелких прозрачных мест. Кроме того, в двух других случаях окрашенная перепонка покрывала меньше половины гипокотиля. В общем, в нескольких горшках наблюдался удивительный контраст между этими 20 гипокотилями и многими другими свободными проростками, которые все сильно изогнулись своими основаниями к свету, причем некоторые были почти распростерты на земле.

Наиболее удачный из всех опытов (включенный в приведенные выше результаты) заслуживает подробного описания. Было взято шесть молодых проростков с гипокотилями приблизительно в 0,45 дюйма, за исключением одного, имевшего в высоту от основания черешков до почвы 0,6 дюйма. Их верхние половинки, отмеренные с возможно большей аккуратностью на-глаз, были обернуты одним слоем кишечной золотобитной перепонки, которая густо закрашивалась тушью. Затем проростки были выставлены в затемненной комнате перед яркой парафиновой лампой, стоявшей на одном уровне с двумя горшками, содержавшими проростки. Первое наблюдение было сделано через 5 часов 10 минут, причем из гипокотилей, покрытых перепонкой, пять оказались совершенно прямыми, шестой же очень незначительно изогнулся к свету, тогда как все многочисленные свободные проростки в тех же горшках сильно наклонились к свету. Затем, после продолжительной экспозиции на свету в течение 20 часов 35 минут, они были снова обследованы, и теперь контраст между двумя сериями оказался удивительно резким. Свободные проростки почти горизонтально простирали свои гипокотили по направлению к свету и были изогнуты до земли, в то время как проростки, у которых верхние половинки были защищены окрашенной перепонкой, а нижние полностью выставлены на свет, оставались еще совершенно прямыми, за исключением одного, сохранявшего тот же слабый наклон к свету, который он имел прежде. Оказалось, что этот последний проросток был окрашен значительно хуже,

ибо со стороны, обращенной к свету, через окраску можно было различить красный цвет гипокотиля.

Затем мы произвели опыт с девятью более старыми проростками, высота гипокотилей которых колебалась между 1 и 1,6 дюйма. Золотобитная перепонка вокруг их верхних частей была окрашена черным жиром всего на 0,3 дюйма, т. е. на длину от одной третьей до четвертой или пятой части всей их высоты. В течение 7 часов 15 минут они находились на свету, и результат показал, что не вся чувствительная зона, определяющая изгиб нижней части, была защищена от действия света, так как все 9 проростков изогнулись к последнему, из них 4 очень незначительно, 3 умеренно и 2 почти так же сильно, как и незащищенные проростки. Тем не менее все 9, взятые вместе, ясно отличались по степени их изгиба от многих растущих в тех же двух горшках свободных проростков и от некоторых из них, которые были завернуты в неокрашенную перепонку.

Семена были покрыты приблизительно на четверть дюйма тонким песком, как в опыте с Phalaris, и когда гипокотили достигли высоты от 0,4 до 0,55 дюйма, они были помещены на 9 часов перед парафиновой лампой, причем их основания сначала тесно окружал влажный песок. Все они изогнулись вниз к земле, так что их верхние части были расположены вблизи и почти параллельно к поверхности почвы. Со стороны света их основания тесно соприкасались с песком, который был здесь чуть-чуть приподнят вверх. С противоположной, т. е. затененной, стороны находились открытые, в форме полумесяца, трещины, или бороздки, шириною более 0,01 дюйма. Однако они не отличались такою резкостью и правильностью очертаний, как у Phalaris и Avena, и поэтому их нельзя было так легко измерить под микроскопом. По удалении песка с одной стороны оказалось, что в трех случаях гипокотили изогнулись, по крайней мере, на 0,1 дюйма ниже поверхности, в четвертом — на 0,11 дюйма и в пятом — на 0,15 дюйма. Хорды дуг коротких находящихся в земле изогнутых участков составляли с вертикалью углы от 11° до 15°. Из данных о непроницаемости этого песка для света можно заключить, что изгиб семядолей наверное простирался до глубины, куда свет доходить не мог, и что он должен был возникнуть под влиянием, переданным из верхней освещенной части.

Нижние половинки пяти молодых гипокотилей были окружены неокрашенными золотобитными перепонками, и после 8-часовой экспозиции перед парафиновой лампой, все гипокотили сильно изогнулись к свету, как и свободные проростки. Нижние половинки 10 других молодых гипокотилей, также окруженные перепонкой, были густо окрашены тушью. Их верхние незащищенные половинки хорошо изогнулись к свету, но нижние, защищенные, половинки оставались вертикальными во всех случаях, за исключением одного, у которого слой краски оказался с дефектами. Этот результат доказывает, повидимому, что влияние, переданное из верхней части, недостаточно, чтобы заставить изогнуться нижнюю часть, если она одновременно не освещается. Однако здесь, как и в опыте с Phalaris, остается сомнение, не препятствовала ли механически изгибу перепонка, покрытая довольно толстой коркой сухой туши.

Beta vulgaris. — Несколько аналогичных опытов было произведено и над этим растением, не особенно хорошо приспособленным для этой цели, ибо базальная часть гипокотиля, достигнув в высоту более полудюйма, при освещении сбоку сильно не изгибается. Четыре гипокотиля, чуть ниже их черешков, были окружены полосками тонкого станиоля, в 0,2 дюйма шириною, и целый день оставались прямыми перед парафиновой лампой. Два других были окружены полосками в 0,15 дюйма шириною, и один из них остался прямым, другой

же изогнулся. В двух других случаях полоски имели в ширину только 0,1 дюйма, и оба эти гипокотиля изогнулись к свету, правда, один лишь незначительно. Свободные проростки в тех же горшках были все изогнуты к свету довольно хорошо, но в течение следующей ночи почти выпрямились. Затем горшки были повернуты кругом и поставлены перед окном, так что к свету были обращены противоположные стороны проростков, и в течение 7 часов все незащищенные проростки изогнулись к свету. Семь проростков из 8 со станиолевыми полосками остались прямыми, но один с полоской, шириною всего в 0,1 дюйма, изогнулся к свету. В другом случае верхние половинки 7 гипокотилей были окружены окрашенными золотобитными перепонками. Из них 4 остались вертикальными и 3 немного изогнулись к свету. В то же самое время 4 других проростка, окруженные неокрашенной перепонкой, а также и свободные проростки в тех же горшках, все изогнулись к лампе, перед которой они находились в течение 22 часов.

Корешки Sinapis alba. — Корешки некоторых растений безразличны к действию света, если иметь в виду изгибы, в то время как другие изгибаются к свету или же от него.* Весьма сомнительно, представляют ли эти движения какую-либо пользу для растения, по крайней мере, в случае подземных корней. Вероятно, изгибы происходят вследствие чувствительности корней к прикосновению, влажности и силе тяжести, а также как следствие других раздражений, которые в естественном состоянии никогда не действуют. Погруженные в воду корешки *Sinapis alba*, если их выставить на боковой свет, отклоняются от него, т. е. они афелиотропичны. Они изгибаются примерно на протяжении 4 мм от своих кончиков. Чтобы установить, представляет ли это движение обычное явление, 41 корешок, выросшие во влажных опилках, были погружены в воду и выставлены на боковой свет, и все они, за исключением двух сомнительных случаев, отклонились от света. В то же самое время к кончикам 54 других корешков, точно так же освещенных, слегка прикоснулись азотнокислым серебром. На протяжении от 0,05 до 0,07 дюйма они почернели и, вероятно, были убиты. Следует, однако, отметить, что это не отразилось существенно либо даже вовсе на росте части, расположенной выше, ибо, как оказалось при измерении, некоторые из них в течение 8—9 часов увеличились в длину на 5—7 мм. Из 54 подвергшихся прижиганию корешков один случай был сомнительным, 25 нормальным образом изогнулись от света и 28, т. е. более половины, оказались ничуть не афелиотропичными. Между результатами опытов, произведенных в конце апреля и в середине сентября, была значительная разница, которую мы не могли объяснить. Из пятнадцати корешков (часть упомянутых выше 54), которые подвергались прижиганию в апреле и были затем выставлены на солнечный свет, 12 уже не были афелиотропичными, 2 оставались еще афелиотропичными и 1 вызывал сомнение. В сентябре 39 подвергнутых прижиганию корешков были выставлены на свет с северной стороны при благоприятной для них температуре; при этом 23 оказались нормально афелиотропичными и только 16 не отклонялись от света. Рассматривая в целом результаты за оба эти периода, нельзя сомневаться в том, что разрушение кончика на протяжении менее одного миллиметра более чем в половине случаев нарушило способность корней изгибаться от света. Вероятно, если бы кончики были прижжены на целый миллиметр, то все признаки афелиотропизма исчезли бы. Можно предположить, что хотя применение ляписа не останавливает роста, все же он может оказаться поглощенным в достаточной степени, чтобы нарушить способность верхней части к движению. Но это предположение должно быть отброшено, ибо мы видели и увидим еще, что прижигание

* Sachs, «Physiologie végétale», 1868, p. 44.

одной стороны кончика различного вида корешков в действительности вызывает движение. Повидимому, приходится сделать вывод, что чувствительность к свету сосредоточена в кончике корешка *Sinapis alba* и что кончик, при соответствующем раздражении, передает его в зону, расположенную выше, заставляя ее изгибаться. В этом отношении указанное явление соответствует тому, что наблюдается у корешков различных растений, кончики которых чувствительны к прикосновению и к другим раздражениям и, как мы увидим в одиннадцатой главе, также и к силе тяжести.

Заключительные замечания и краткий обзор главы

Мы не знаем, является ли общим правилом то, что освещение верхней части проростков определяет изгиб нижней. Но так как это наблюдалось у четырех из исследованных нами видов, относящихся к таким различным семействам, как Gramineae, Cruciferae и Chenopodeae, то, вероятно, оно представляет собою обыкновенное явление. По всей вероятности, оно полезно для проростков, помогая им находить наиболее короткий путь от находящегося в земле семени к свету. Здесь мы встречаем проявление того же принципа, по которому у большинства низших ползающих животных глаза расположены на переднем конце их тела. Крайне сомнительно, чтобы у вполне развитых растений освещение одной части влияло на изгиб другой. Верхушки 5 молодых растений *Asparagus officinalis* (высота которых колебалась между 1,1 и 2,7 дюйма и которые состояли из нескольких коротких междоузлий) были покрыты колпачками из станиоля длиною от 0,3 до 0,35 дюйма, и нижние незакрытые части их изогнулись к боковому свету так же сильно, как и свободные проростки в трех горшках. У других проростков того же растения верхушки были окрашены тушью с тем же отрицательным результатом. Кусочки зачерненной бумаги были приклеены к краям и над пластинками нескольких листьев на молодых растениях *Tropaeolum majus* и *Ranunculus ficaria*. Затем они были поставлены в коробке перед окном, и черешки защищенных листьев изогнулись к свету в такой же степени, как и черешки незащищенных.

Предыдущие случаи, относящиеся к проросткам, были описаны так полно не только в виду того, что передача действия света представляет собою новый физиологический факт, но еще и потому, что, по нашему мнению, этот факт должен несколько изменить существующие взгляды на гелиотропические движения. До недавнего времени думали, что эти движения просто являются результатом усиленного роста на затененной стороне. В настоящее время обыкновенно принимают,* что при уменьшении света на затененной стороне возрастает тургор клеток или растяжимость клеточных стенок, либо то и другое вместе, и следствием этого является усиленный рост. Однако Пфеффер показал, что различие в тургоре на двух сторонах подушечки, т. е. аггрегата маленьких клеток, которые в раннем возрасте перестали расти, вызывается различием в количестве света, который получают обе стороны, и что вызванное таким образом движение происходит без усиленного роста бо-

* Эмиль Годлевский дал («Bot. Zeitung», 1879, №№ 6—9) прекрасный обзор (стр. 120) современного состояния вопроса. См. также статью Винеса в «Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg», 1878, B. II, стр. 114—147. Гуго де Фриз опубликовал недавно еще более важную статью об этом предмете: «Bot. Zeitung», 19 и 26 декабря 1879.

лее тургесцентной стороны.* Повидимому, все наблюдатели полагают, что свет прямо действует на часть, которая изгибается, но у описанных выше проростков мы видели, что это не так. Их нижние половинки ярко освещались в течение целых часов и все же нисколько не изгибались к свету, хотя в обычных условиях эта часть изгибается сильнее всего. Еще более удивителен тот факт, что слабое освещение узкой полоски на одной стороне верхней части семядолей Phalaris определяло направление изгиба нижней части, так что эта последняя изгибалась не к яркому свету, которым она была полностью освещена, а наискось— в сторону, откуда поступало лишь немного света. Эти результаты заставляют, повидимому, предполагать наличие в верхней части какого-то вещества, на которое действует свет и которое передает его действие в нижнюю часть.[70] Было показано, что эта передача не зависит от изгиба верхней чувствительной части. Аналогичный пример передачи мы имеем у Drosera, ибо когда железа подвергается раздражению, то изгибается базальная, а не верхняя или промежуточная часть щупальца. Гибкий и чувствительный волосок Dionaea точно так же передает раздражение, сам не изгибаясь. То же наблюдается и в стебле мимозы.

Свет оказывает могущественное влияние на большинство растительных тканей, и не может быть сомнения в том, что обыкновенно он задерживает их рост. Но когда обе стороны растения освещены в слегка неодинаковой степени, то нет никакой необходимости заключать, что изгиб в освещенную сторону вызван такими же изменениями в тканях, как и те, которые ведут к усиленному росту в темноте. По крайней мере, мы знаем, что некоторые органы могут изгибаться от света, несмотря на то, что свет не благоприятствует их росту. Это имеет место у корешков *Sinapis alba*, которые ясно афелиотропичны и тем не менее в темноте растут быстрее, чем на свету.** Согласно Визнеру,*** то же наблюдается и у многих воздушных корней, но имеются и другие, противоположные случаи. Таким образом, свет, повидимому, влияет на рост афелиотропичных органов неодинаково.

Следует иметь в виду, что способность изгибаться к свету для большинства растений весьма полезна. Поэтому нет ничего невероятного в том, что эта способность была специально приобретена. В некоторых отношениях свет, повидимому, действует на растения так же, как он действует на животных через нервную систему.**** Как мы только что видели, у проростков действие передается от одной части к другой. У животного движение может быть вызвано весьма малым количеством света; как было показано, неразличимая для человеческого глаза разница в освещении двух сторон семядолей Phalaris была достаточна, чтобы заставить их изгибаться. Было также показано, что не существует тесного параллелизма между количеством света, действующим на расте-

* «Die periodischen Bewegungen der Blattorgane», 1875, S. 7, 63, 123 и др. Франк также подчеркивал («Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen», 1870, S. 53) важное значение, которое имеют подушечки листочков сложных листьев для приведения этих листочков в благоприятное положение относительно света. Это особенно относится к листьям лазящих растений, которые попадают во всевозможные положения, мало подходящие для поглощения света.

** Francis Darwin, «Über das Wachstum negativ heliotropischer Wurzeln», «Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg», B. II, Heft III, 1880, S. 521.

*** «Sitzb. der k. Akad. der Wissensch.» (Wien), 1880, S. 12.

**** Сакс сделал несколько интересных замечаний об одинаковом действии различных раздражителей, которые вызывают движения у растений. См. его статью «Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile», «Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg», 1879, B. II, S. 282.

ние, и степенью изгиба. Действительно, было почти невозможно уловить какую-либо разницу в изгибе нескольких проростков Phalaris, очень слабо освещенных, и других, находившихся на свету, хотя и тусклом, но все же значительно более ярком, чем свет, на котором находились первые. Сетчатка глаза после раздражения ярким светом в течение некоторого времени сохраняет ощущение; и Phalaris в течение приблизительно получаса продолжала изгибаться в сторону, которая была освещена. Сетчатка не способна различать слабый свет после того, как она находилась под воздействием яркого; и растения, которые в течение предыдущего дня и утра находились на дневном свету, не так быстро двигались к слабому боковому свету, как другие, находившиеся в полной темноте.

Если бы свет действовал на растущие части растений даже так, что всегда вызывал бы в них тенденцию изгибаться в более освещенную сторону, — предположение, которому противоречат предыдущие опыты с проростками и все афелиотропичные органы, — то все же эта тенденция у различных видов весьма неодинакова и у индивидуумов одного и того же вида проявляется в различной степени, что можно видеть почти в каждом горшке с проростками давно возделываемого растения.* Существует, следовательно, основание для видоизменения этой тенденции почти в любой благоприятной для растения степени. Что она видоизменялась, это мы видим в нескольких случаях. Так, для насекомоядных растений выгоднее располагать свои листья так, как наиболее удобно для ловли насекомых, чем поворачивать их к свету; и, действительно, у них нет этой способности. Если бы стебли вьющихся растений изгибались к свету, то они часто отходили бы от своих подпор, и, как мы видели, они таких изгибов не образуют. Так как стебли большинства других растений гелиотропичны, то мы можем сказать почти наверное, что вьющиеся растения, встречающиеся во всей системе сосудистых растений, потеряли способность, которую имели их невьющиеся предки. Кроме того, у Ipomoea и, вероятно, у всех других вьющихся растений стебель молодого растения, прежде чем он начинает виться, весьма гелиотропичен, очевидно, для того, чтобы выставить на полное освещение семядоли или первые настоящие листья. У плюща стебли проростков умеренно гелиотропичны, в то время как стебли тех же растений в немного более взрослом состоянии афелиотропичны. Некоторые усики, представляющие собою видоизмененные листья — органы, во всех обыкновенных случаях сильно диагелиотропичные, — сделались афелиотропичными, и их кончики заползают в каждую темную щель.

Даже в случае обыкновенных гелиотропических движений едва ли можно поверить, чтобы они представляли непосредственный результат

* Страсбургер показал в своем интересном труде («Wirkung des Lichtes... auf Schwärmsporen», 1878), что движение зооспор различных низших растений к боковому свету зависит от стадии их развития, от температуры, действию которой они подвергаются, от интенсивности освещения, при котором они развились, и от других неизвестных причин, так что зооспоры одного и того же вида могут двигаться в поле зрения микроскопа либо к свету, либо же от него. Более того, некоторые индивидуумы, повидимому, индифферентны к свету, особи же различных видов ведут себя очень неодинаково. Чем ярче свет, тем прямее их путь. У них заметно также в течение короткого времени последействие света. Во всех этих отношениях они напоминают высшие растения. См. также Stahl, «Über den Einfluss des Lichtes auf die Bewegungserscheinungen der Schwärmsporen», «Verh. d. phys.-med. Gesellschaft in Würzburg», B. XII, 1878.

действия света без какого-либо специального приспособления. Мы можем иллюстрировать нашу мысль на примере гигроскопических движений у растений. Если ткани на одной стороне органа делают возможным быстрое испарение, то они будут быстро высыхать и сокращаться, заставляя орган изогнуться в эту сторону. Удивительно сложные движения поллиниев *Orchis pyramidalis*, при помощи которых они обхватывают хоботок бабочки, а позже меняют свое положение, чтобы отложить пыльцу на двойное рыльце,[71] или движения закручивания, при помощи которых некоторые семена зарываются в почву,* — все они представляют собою результат своеобразного высыхания соответствующих частей; и, однако, никто не подумает, что эти результаты были получены без специального приспособления. Подобным же образом мы приходим к мысли о приспособлении, когда видим, что гипокотиль проростка, содержащий хлорофилл, изгибается к свету. Ибо хотя он в таком положении получает меньше света, будучи затенен своими собственными семядолями, зато он приводит таким способом эти самые важные органы в положение, наиболее благоприятное для полного освещения. Можно поэтому сказать, что гипокотиль как бы жертвует собою для блага семядолей или, скорее, целого растения. Но если он встречает препятствие для изгиба, что должно иногда случаться с проростками, вырастающими в густо сплетенной массе растительности, то сами семядоли изгибаются так, чтобы быть обращенными к свету, причем расположенная дальше поднимается вверх, а ближайшая к свету опускается вниз, или же обе поворачиваются в сторону.** Мы можем также подозревать, что чрезвычайная чувствительность к свету верхней части влагалищеобразных семядолей Gramineae и их способность передавать действие света нижней части являются специальными приспособлениями для отыскания наиболее короткого пути к свету. У растений, растущих на склоне или поваленных ветром, замечательное явление представляют движения листьев, которые поворачиваются даже около своих осей так, чтобы их верхние поверхности снова могли быть направлены к свету. Такие факты становятся еще более удивительными, если мы припомним, что слишком интенсивный свет повреждает хлорофилл и что листочки некоторых Leguminosae, находясь в таких условиях, изгибаются вверх и подставляют солнцу свои края, избегая таким образом повреждения. С другой стороны, листочки Averrhoa и Oxalis при таком освещении изгибаются вниз.

В предшествующей главе было показано, что гелиотропизм представляет собою видоизмененную форму круговой нутации, и так как каждая растущая часть каждого растения более или менее нутирует по кругу, то становится понятным, каким образом такое множество растений во всем растительном мире могло приобрести способность изгибаться к свету. Каким именно образом круговое нутационное движение, т. е. движение, состоящее из ряда неправильных эллипсов или петель, постепенно превратилось в прямолинейное движение к свету, уже было выяснено. Сначала мы имеем следующие друг за другом эллипсы, длинные оси которых направлены к свету, причем каждый из них описывается все ближе и ближе к источнику последнего. Затем петли вы-

* Francis Darwin, «On the Hygroscopic Mechanism», etc., «Transactions Linn. Soc.», series II, vol. I, p. 149, 1876.

** Визнер сделал замечание приблизительно в том же смысле относительно листьев: «Die undulierende Nutation der Internodien», стр. 6, оттиск из LXXVII тома (1878) «Sitzb. der k. Akad. der Wissensch.», Wien.

тягиваются в резко выраженную зигзагообразную линию, причем кое-где еще образуются небольшие петли. Одновременно с тем, как усиливается и ускоряется движение к свету, движение в обратную сторону уменьшается и замедляется и, наконец, приостанавливается. Зигзагообразные отклонения в стороны точно так же постепенно ослабевают, так что в конце концов движение становится прямолинейным. Таким образом, под влиянием раздражения со стороны достаточно яркого света не происходит никакой бесполезной траты энергии.

Так как у растений каждый признак более или менее изменчив, то, повидимому, можно без больших затруднений допустить, что их круговые нутационные движения усилились или видоизменились в благоприятную сторону путем сохранения вариирующих индивидуумов. Наследственность привычных движений является необходимой предпосылкой для этого процесса отбора, или выживания наиболее приспособленных, и у нас было достаточно оснований полагать, что привычные движения у растений наследственны. У вьющихся видов круговые нутационные движения усилились по своей амплитуде и сделались более круговыми под влиянием внутреннего, или врожденного стимула. У спящих растений движения также приобрели бо́льшую амплитуду и часто изменяли направление, причем стимулом здесь было чередование света и темноты, подкрепленное, однако, наследственностью. В случае гелиотропизма стимулом является неодинаковое освещение двух сторон растения, и здесь, как и в предыдущих случаях, это определяет такое видоизменение кругового нутационного движения, что орган изгибается к свету. Судя по приведенным уже примерам, растение, сделавшееся гелиотропичным описанным выше путем, может легко потерять эту тенденцию, как только она сделается бесполезной или вредной. Вид, который перестал быть гелиотропичным, может также сделаться афелиотропичным путем сохранения индивидуумов, которые имели тенденцию нутировать по кругу (хотя причина этой вариации, как и большинства других, неизвестна) в направлении, более или менее противоположном тому, откуда исходит свет. Подобным же образом растение может сделаться диагелиотропичным.

ГЛАВА X

ВИДОИЗМЕНЕННАЯ КРУГОВАЯ НУТАЦИЯ: ДВИЖЕНИЯ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ СИЛОЙ ПРИТЯЖЕНИЯ

Средства наблюдения. — Апогеотропизм. — Cytisus. — Verbena. — Beta. — Постепенное превращение кругового нутационного движения в апогеотропизм у Rubus, Lilium, Phalaris, Avena и Brassica. — Апогеотропизм, замедляемый действием гелиотропизма. — Апогеотропизм, осуществляемый при помощи сочленений, или подушечек. — Движения цветоножек Oxalis. — Общие замечания относительно апогеотропизма. — Геотропизм. — Движения корешков. — Зарывание в землю плодов с семенами. — Польза этого процесса. — *Trifolium subterraneum.* — Arachis. — Amphicarpaea. — Диагеотропизм. — Заключение.

Наша задача в настоящей главе заключается в том, чтобы показать, что геотропизм, апогеотропизм и диагеотропизм представляют собою видоизмененные формы круговой нутации. Чрезвычайно тонкие стеклянные нити с двумя крошечными бумажными треугольниками на каждой из них прикреплялись к верхушкам молодых стеблей, часто к гипокотилям проростков, к цветоножкам, корешкам и т. д., и движения органов зарисовывались затем описанным уже способом на вертикальных и горизонтальных стеклянных пластинках. Следует помнить, что по мере того как стебли или другие органы располагаются все более и более косо по отношению к стеклянным пластинкам, зарисованные на последних фигуры по необходимости становятся все более и более увеличенными. Растения защищались от света, за исключением времени, когда производилось каждое наблюдение, причем принимались меры предосторожности, чтобы свет, который всегда был слабым, как можно меньше нарушал нормальный ход происходящего движения, — и мы не замечали никаких признаков такого нарушения.

Исследуя переходы между круговой нутацией и гелиотропизмом, мы имели большое преимущество, благодаря возможности уменьшать свет. С геотропизмом такие опыты были, конечно, невозможны. Однако мы могли наблюдать движения стеблей, установленных вначале лишь с небольшим отклонением от вертикали, так что геотропизм действовал на них со значительно меньшею силой, чем в тех случаях, когда стебли находились в горизонтальном положении и составляли прямой угол с направлением силы тяжести. Кроме того, выбирались растения, которые были лишь слегка геотропичны или апогеотропичны либо сделались такими вследствие возрастных изменений. Другой план исследования заключался в том, чтобы помещать сначала стебли на 30° или 40° ниже горизонта; тогда апогеотропизму приходилось проделать большую работу, прежде чем стебель становился вертикальным, и в этом случае обыкновенная круговая нутация часто не была полностью замаскирована. Еще один метод заключался в том, чтобы наблюдать вече-

ром растения, которые в течение дня сильно изогнулись под влиянием гелиотропизма: их стебли в условиях постепенного уменьшения света вследствие влияния апогеотропизма очень медленно приходили в вертикальное положение, и в этом случае иногда ясно проявлялась видоизмененная круговая нутация.

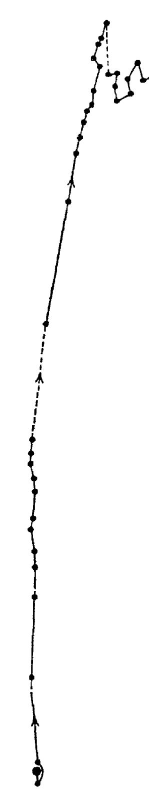


Рис. 182. *Cytisus fragrans*

Апогеотропическое движение стебля от 10° ниже горизонта до 60° выше горизонта; зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке от 8 часов 30 минут утра 12 марта до 10 часов 30 минут вечера 13-го. Происходившее затем круговое нутационное движение также показано—до 6 часов 45 минут утра 15-го. Ночное движение представлено, как обычно, прерывистой линией. Движение увеличено незначительно, чертеж уменьшен до двух третей первоначальной величины.

Апогеотропизм.— Растения для наблюдения отбирались почти наугад, за исключением того, что их брали из очень различных семейств. Если стебель растения, даже со слабой апогеотропической чувствительностью, поместить горизонтально, то верхняя растущая часть быстро изгибается вверх, так что становится отвесной, а линия, полученная путем соединения постепенно отмечаемых на стеклянной пластинке точек, обыкновенно бывает почти прямою. Например, молодой *Cytisus fragrans*, 12 дюймов в высоту, был помещен так, что стебель проходил на 10° ниже горизонта, и движение его зарисовывалось в течение 72 часов. Сначала он очень немного изгибался вниз (рис. 182), несомненно, вследствие тяжести стебля, как это наблюдалось и у большинства других растений, над которыми производились наблюдения, хотя благодаря круговой нутации короткие нисходящие линии часто оказывались косыми. Через три четверти часа стебель начал изгибаться вверх и изгибался в течение первых двух часов быстро, но значительно более медленно в послеполуденное время и ночью, а также на следующий день. В течение второй ночи он немного опускался и весь следующий день нутировал по кругу. Но он передвинулся также на короткое расстояние вправо, вследствие того, что с этой стороны случайно было допущено немного света. Теперь наклон стебля составлял 60° выше горизонта; следовательно, он поднялся на 70°. Если бы ему предоставить время, то, вероятно, он сделался бы вертикальным и, несомненно, продолжал бы нутировать по кругу. Единственной замечательной чертой на приведенном здесь рисунке является прямизна пройденного пути. Однако стебель двигался вверх с неодинаковой скоростью и иногда почти или совсем останавливался. Такие периоды, вероятно, представляют собою попытки нутировать по кругу в направлении, противоположном действию апогеотропизма.

Положенный горизонтально травянистый стебель *Verbena melindres* (?) за 7 часов поднялся так сильно, что его нельзя было более наблюдать на вертикальной стеклянной пластинке, которая стояла перед растением. Зарисованная длинная линия была почти совершенно прямой. Спустя 7 часов стебель еще продолжал подниматься, но при этом слегка нутировал по кругу. На следующий день он стоял вертикально и правильно нутировал по кругу, как это показано на рис. 82, приведенном в четвертой главе. Стебли нескольких других растений, которые обладали высокой апогеотропической чувствительностью, поднимались вверх по почти прямым линиям, а затем внезапно начинали нути-

ровать по кругу. Частично этиолированный и довольно старый гипокотиль проростка капусты (высотою в $2^3/_4$ дюйма) оказался настолько чувствительным, что когда его поставили под углом к вертикали всего в 23°, то он уже через 33 минуты принял вертикальное положение. Так как в указанном выше, слегка наклонном, положении апогеотропизм не мог оказывать на него сильное действие, то мы ожидали, что он будет нутировать по кругу или, по крайней мере, делать при движении зигзаги. Поэтому точки ставились через каждые 3 минуты, но когда их соединили, то линия оказалась почти прямой. Выпрямившись вертикально, этот гипокотиль в течение получаса двигался еще вперед в том же общем направлении, но делал при этом зигзаги. В течение следующих 9 часов он правильно нутировал по кругу и описал 3 больших эллипса. В этом ослучае апогеотропизм совершенно преодолел обычное круговое нутационное движение, хотя он действовал под очень неблагоприятным углом.

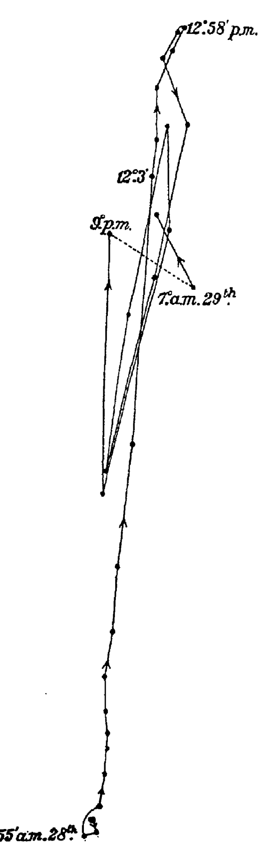


Рис. 183. *Beta vulgaris*

Апогеотропическое движение гипокотиля от 19° ниже горизонта до вертикального положения, с происходившей затем круговой нутацией; зарисовывались на вертикальной и горизонтальной стеклянных пластинках от 8 часов 28 минут утра 28 сентября до 8 часов 40 минут утра 29-го. Рисунок уменьшен до одной трети первоначальной величины.

[*a.m.* — утра, *p. m.* — пополудни.]

Гипокотили *Beta vulgaris* обладают высокой апогеотропической чувствительностью. Один из них был помещен таким образом, что проходил на 19° ниже горизонта. Сначала он чуть-чуть опустился (см. рис. 183), несомненно, вследствие своей тяжести, но так как он нутировал по кругу, то полученная линия оказалась косой. В течение следующих 3 часов 8 минут он поднимался почти по прямой линии, пройдя угол в 109°, и после этого (в 12 часов 3 минуты дня) стоял вертикально. В течение 55 минут он продолжал двигаться в одном и том же общем направлении, следуя за вертикалью, но делая при этом зигзаги. Обратно он двигался также по зигзагообразной линии, а затем правильно нутировал по кругу, описав в течение остальной части дня три больших эллипса. Следует отметить, что на этом рисунке эллипсы имеют преувеличенные размеры по отношению к длине направленной вверх прямой линии вследствие положения вертикальной и горизонтальной стеклянных пластинок. Другой довольно старый гипокотиль был помещен таким образом, что отстоял от вертикали всего на 31°. В этом положении апогеотропизм действовал на него с небольшой силой, и, соответственно, его движение было слегка зигзагообразным.

Влагалищеобразные семядоли *Phalaris Canariensis* обладают чрезвычайно высокой апогеотропической чувствительностью. Одна семядоля была помещена таким образом, что была наклонена на 40° ниже горизонта. Хотя она была довольно стара и в высоту имела 1,3 дюйма, однако через 4 часа 30 минут сделалась вертикальной, переместившись на угол в 130° по почти прямой линии. Затем она внезапно начала обычным образом нутировать по кругу. Семядоли этого растения, после того как начнет пробиваться первый лист, только слегка

апогеотропичны, хотя они еще и продолжают нутировать по кругу. Одна из них на этой фазе развития была помещена горизонтально и даже через 13 часов не сделалась вертикальной, причем ее путь был слегка зигзагообразным. Далее, довольно старому гипокотилю *Cassia tora* (высотою в 1 $^1/_4$ дюйма) потребовалось 28 часов для того, чтобы принять вертикальное положение, и при этом его путь был ясно зигзагообразным, в то время как более молодые гипокотили двигались значительно быстрее и почти по прямой линии.

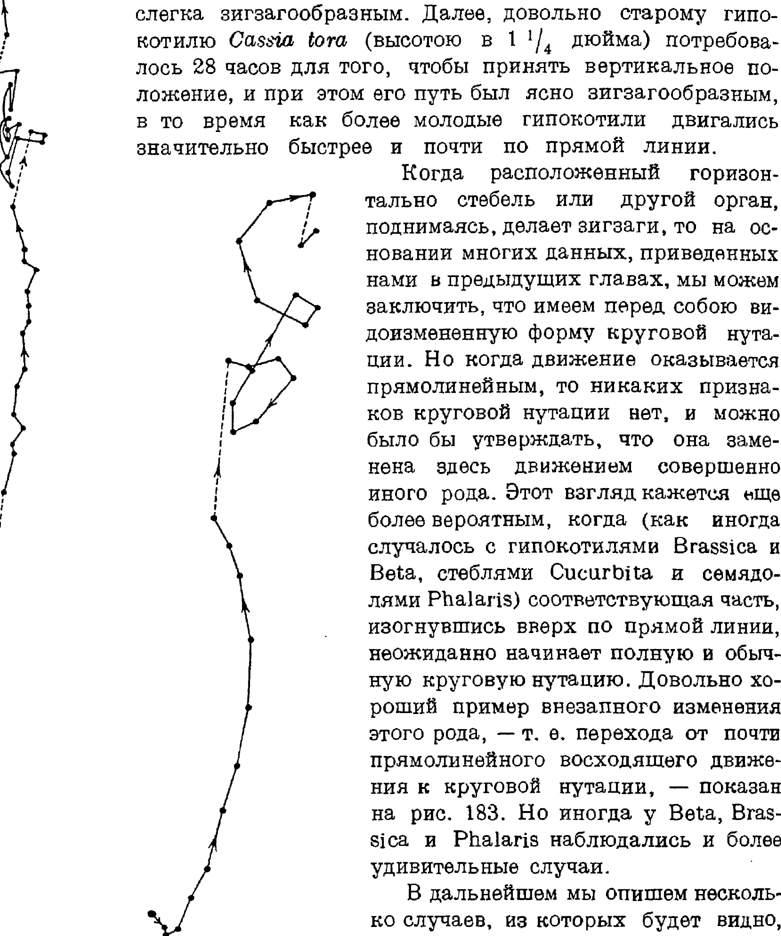


Рис. 184. *Rubus idaeus* (гибрид)

Апогеотропическое движение стебля; зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке в течение 3 дней и 3 ночей от 10 часов 40 минут утра 18 марта до 8 часов утра 21-го. Рисунок уменьшен до половины первоначальной величины

Рис. 185. *Lilium auratum*

Апогеотропическое движение стебля; зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке в течение 2 дней и 2 ночей от 10 часов 40 минут утра 18 марта до 8 часов утра 20-го. Рисунок уменьшен до половины первоначальной величины.

Когда расположенный горизонтально стебель или другой орган, поднимаясь, делает зигзаги, то на основании многих данных, приведенных нами в предыдущих главах, мы можем заключить, что имеем перед собою видоизмененную форму круговой нутации. Но когда движение оказывается прямолинейным, то никаких признаков круговой нутации нет, и можно было бы утверждать, что она заменена здесь движением совершенно иного рода. Этот взгляд кажется еще более вероятным, когда (как иногда случалось с гипокотилями Brassica и Beta, стеблями Cucurbita и семядолями Phalaris) соответствующая часть, изогнувшись вверх по прямой линии, неожиданно начинает полную и обычную круговую нутацию. Довольно хороший пример внезапного изменения этого рода, — т. е. перехода от почти прямолинейного восходящего движения к круговой нутации, — показан на рис. 183. Но иногда у Beta, Brassica и Phalaris наблюдались и более удивительные случаи.

В дальнейшем мы опишем несколько случаев, из которых будет видно, как постепенно, в особых для каждого случая условиях, круговая нутация изменяется в апогеотропизм.

Rubus idaeus (гибрид). — Молодое, растущее в горшке растение, имевшее в высоту 11 дюймов, было помещено горизонтально, и его восходящее движение зарисовывалось в течение приблизительно 70 часов. Однако растение, хотя и хорошо росло, было не особенно апогеотропически чувствительным или же было не способно к быстрому движению, ибо в течение указанного выше времени поднялось всего на 67°. На диаграмме (рис. 184) мы можем видеть, что в течение первого дня стебель около 12 часов поднимался почти по прямой линии. Помещенный

горизонтально, он, очевидно, нутировал по кругу, ибо сначала немного поднимался, несмотря на свою тяжесть, а затем опускался вниз. Таким образом, непрерывное восходящее движение он начал только через 1 час 25 минут. На второй день, когда стебель уже значительно поднялся и когда апогеотропизм действовал на него с несколько меньшей силой, его движение в течение $15^1/_2$ часов было ясно зигзагообразным и скорость подъема неодинакова. В течение третьего дня, также на протяжении $15^1/_2$ часов, когда апогеотропизм действовал с еще меньшей силой, стебель ясно нутировал по кругу, ибо в течение этого дня он двигался 3 раза вверх и 3 раза вниз, 4 раза влево и 4 раза вправо. Однако движение было настолько сложным, что его едва ли можно было зарисовать на стеклянной пластинке. Мы можем, однако, видеть, что последовательно описанные неправильные эллипсы поднимались все выше и выше. Апогеотропизм продолжал действовать и на четвертое утро, так как стебель еще поднимался, хотя теперь он отстоял всего на 23° от вертикали. На этой диаграмме можно проследить различные этапы, через которые почти прямолинейное восходящее апогеотропическое движение сначала становится зигзагообразным, а затем сменяется круговым нутационным, причем большинство последовательно образованных неправильных эллипсов направлено вверх.

Lilium auratum. — Растение в 23 дюйма высотою было приведено в горизонтальное положение, и верхняя часть стебля за 46 часов поднялась на 58° так, как это указано на прилагаемой диаграмме (рис. 185). Здесь мы видим, что весь второй день в течение $15^1/_2$ часов стебель, изгибаясь вверх под влиянием апогеотропизма, ясно нутировал по кругу. Он должен был еще значительно подняться, ибо когда на рисунке была отмечена последняя точка, то он отстоял еще на 32° от вертикального положения.

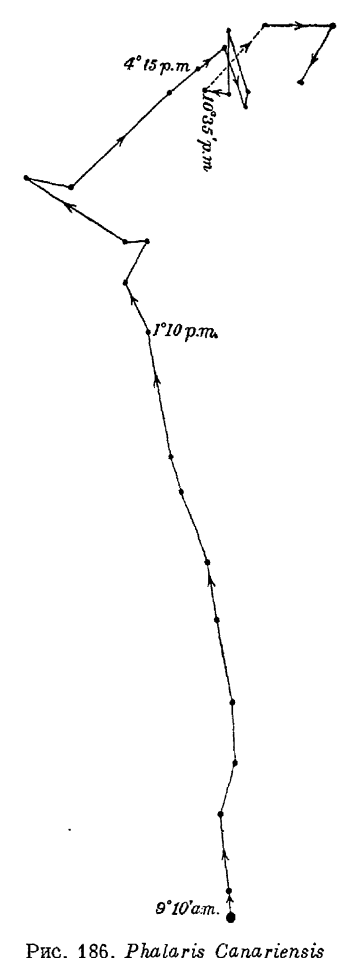


Рис. 186. *Phalaris Canariensis*

Апогеотропическое движение семядоли; зарисовывалось на горизонтальной и вертикальной стеклянных пластинках от 9 часов 10 минут утра 19 сентября до 9 часов утра 20-го. Рисунок здесь уменьшен до одной пятой первоначальной величины. [*a.m.* — утра, *p.m.* — пополудни.]

Phalaris Canariensis. — Относительно одной семядоли этого растения (1,3 дюйма высотою) уже было указано, что за 4 часа 30 минут она поднялась из положения в 40° ниже горизонта до вертикального, передвинувшись почти по прямой линии на 130°, а затем внезапно начала нутировать по кругу. Другая довольно старая семядоля такой же высоты (из которой, однако, еще не пробился настоящий лист) была точно так же помещена на 40° ниже горизонта. В течение первых 4 часов она поднималась, двигаясь почти прямолинейно (рис. 186), так что к 1 часу 10 минутам дня она была высоко приподнята, и апогео-

тропизм действовал на нее теперь со значительно меньшею силой, чем прежде, и начала делать зигзаги. В 4 часа 15 минут дня (т. е. через 7 часов после начала) она стояла вертикально, а позже продолжала нутировать по кругу обыкновенным образом около одного и того же места. Здесь, следовательно, мы имеем постепенную смену прямолинейного восходящего апогеотропического движения круговой нутацией, а не резкое изменение, как в предыдущем случае.

Avena sativa. — Пока влагалищеобразные семядоли молоды, они сильно апогеотропичны. Несколько семядолей, помещенных на 45° ниже горизонта, в течение 7 или 8 часов поднялись по почти абсолютно прямым линиям на 90°. Одна довольно старая семядоля, из которой во время описанных ниже наблюдений начал показываться первый лист, была помещена на 10° ниже горизонта и за 24 часа поднялась всего на 59°. Она вела себя иначе, чем все другие растения, которые мы наблюдали, ибо в течение первых $4\,^1/_2$ часов она поднималась по линии, близкой к прямой. В течение следующих $6^1/_2$ часов она нутировала по кругу, т. е. опускалась и снова поднималась, делая резко выраженные зигзаги. Затем она возобновила свое восходящее движение по довольно прямой линии, и если бы ей было предоставлено время, она, несомненно, сделалась бы вертикальной. В этом случае после первых $4\,^1/_2$ часов обыкновенная круговая нутация на время почти совершенно превозмогла апогеотропизм.

Рис. 187. *Brassica oleracea*

Апогеотропическое движение гипокотиля; зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке от 9 часов 20 минут утра 12 сентября до 8 часов 30 минут утра 13-го. Верхняя часть рисунка увеличена сильнее, чем нижняя. Если бы было зарисовано все движение, то прямая вертикальная линия была бы значительно длиннее. Рисунок здесь уменьшен до одной трети первоначальной величины.

Brassica oleracea. — Гипокотили нескольких помещенных горизонтально молодых проростков в течение 6 или 7 часов поднимались вертикально вверх по почти прямой линии. Один проросток, который вырос в темноте до высоты $2^1/_4$ дюймов и, следовательно, был довольно стар и не очень чувствителен, был расположен таким образом, что гипокотиль проходил на 30 или 40° ниже горизонта. Только верхняя часть его изогнулась вверх и поднималась в течение первых 3 часов 10 минут почти по прямой линии (рисунок 187). Однако в течение первых 1 часа 10 минут не было возможности зарисовывать восходящее движение на вертикальной стеклянной пластинке, так что на диаграмме почти прямая линия должна была быть значительно длиннее. В течение следующих 11 часов гипокотиль нутировал по кругу, описывая неправильные фигуры, из которых каждая поднималась немного выше предыдущей. В течение ночи и следующего раннего утра он продолжал подниматься по зигзагообразному пути, так что апогеотропизм еще оказывал свое действие. Через 23 часа, к концу наших наблюдений (отмеченному на диаграмме наиболее высокой точкой), гипокотиль еще отстоял от вертикали на 32°. Можно не сомневаться, что в конце концов он сделался бы вертикальным, описав еще некоторое число неправильных эллипсов, расположенных один над другим.

Апогеотропизм, замедленный действием гелиотропизма.— Когда стебель какого-либо растения изгибается в течение дня к источнику бокового

света, то этому движению противодействует апогеотропизм. Но при постепенном уменьшении света вечером апогеотропизм медленно берет вверх и переводит стебель обратно в вертикальное положение. Здесь, следовательно, мы имеем хорошую возможность наблюдать, как апогеотропизм действует в том случае, когда он приблизительно уравновешивается противодействующей ему силой. Например, перышко *Tropaeolum majus* (см. приведенный выше рис. 175) двигалось к тусклому вечернему свету по слегка зигзагообразной линии до 6 часов 45 минут вечера, затем оно возвращалось обратно до 10 часов 40 минут вечера, делая в течение этого времени зигзаги и описав значительной величины эллипс. Гипокотиль *Brassica oleracea* (см. рис. 173) двигался по прямой линии до 5 часов 15 минут дня к свету, а затем — от света, сделав на своем обратном пути большой прямоугольный изгиб, и после того прошел небольшое расстояние, возвращаясь к прежнему источнику света; после 7 часов 10 минут вечера наблюдения не призводились, но в течение ночи гипокотиль снова принял свое вертикальное положение. Гипокотиль *Cassia tora* двигался вечером по несколько зигзагообразной линии к угасающему свету до 6 часов и после этого отстоял на 20° от вертикали; затем он вернулся по тому же пути, сделав до 10 часов 30 минут вечера четыре больших, приблизительно прямоугольных изгиба, и почти закончил один эллипс. Было сделано еще несколько аналогичных наблюдений, и во всех этих случаях можно было убедиться, что апогеотропическое движение представляет собою видоизмененную круговую нутацию.

Апогеотропические движения, производимые при помощи сочленений, или подушечек. — Хорошо известно, что движения этого рода происходят у Gramineae; они осуществляются при помощи утолщенных оснований их снабженных влагалищами листьев. В этом месте стебли внутри тоньше, чем в других местах.* По аналогии со всеми другими подушечками такие сочленения должны были бы продолжать нутировать по кругу в течение долгого периода после прекращения роста соседних частей. Мы хотели выяснить, имеет ли это место у Gramineae, ибо если бы это было так, то изгиб вверх стеблей злаков, приведенных в горизонтальное или лежачее положение, можно было бы объяснить в согласии с нашим взглядом, а именно, что апогеотропизм является результатом видоизмененной круговой нутации. После того как эти сочленения изогнулись вверх, они закрепляются в своем новом положении усилением роста вдоль их нижних сторон.

Lolium perenne. — Для наблюдений был избран молодой стебель, 7 дюймов высотою, состоящий из 3 междоузлий и с невыступившим еще соцветием. Длинная и очень тонкая стеклянная нить была горизонтально приклеена к стеблю, чуть выше второго сочленения, в 3 дюймах над почвой. Затем было установлено, что это сочленение находится в активном состоянии, так как его нижняя сторона, после того как соломина была закреплена на 24 часа в горизонтальном положении, сильно увеличилась под влияним апогеотропизма (так же, как это описано де Фризом). Горшок был положен таким образом, что кончик нити находился под 2-дюймовым объективом микроскопа[72] с окулярным микрометром, каждое деление которого равнялось $^1/_{500}$ дюйма. Наблюдения над концом нити делались много раз в течение 6 часов, и было видно, что он находится в постоянном движении. За 2 часа он пересек 5 делений микрометра ($^1/_{100}$ дюйма). Иногда он двигался вперед скачками, причем некоторые из них имели в длину $^1/_{1000}$ дюйма, затем медленно отступал немного и снова продвигался вперед толчками. Эти колебания напоминали в точности

* Эта структура была недавно описана де Фризом в интересной статье «Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides», «Landwirtschaftliche Jahrbücher», 1880. S. 473.

те, которые были описаны у Brassica и Dionaea, однако они происходили лишь время от времени. Мы можем поэтому заключить, что это умеренно старое сочленение в слабой степени непрерывно нутировало по кругу.

Alopecurus pratensis. — К молодому растению высотою в 11 дюймов с выступившим уже колосом, но с нераспустившимися еще цветочками, чуть выше второго сочленения, на высоте всего 2 дюймов над почвой, была прикреплена стеклянная нить. Базальное междоузлие, длиною в 3 дюйма, чтобы предупредить всякую возможность его круговой нутации, было приклеено к палочке. Над концом нити, выступавшим приблизительно на 50° выше горизонта, в течение 24 часов часто производились наблюдения, так же как и в предыдущем случае. Каждый раз оказывалось, что он находился в непрерывном движении. За $3^1/_2$ часа кончик пересек 30 делений микрометра ($^3/_{50}$ дюйма), но иногда он двигался с большей скоростью, ибо в одном случае пересек 5 делений за $1^1/_2$ часа.[73] От времени до времени горшок приходилось передвигать, так как конец нити выходил за пределы поля зрения. Однако, насколько мы могли выяснить, в течение дня он описал половину круга и, несомненно, двигался в двух различных направлениях, под прямым углом одно к другому. Иногда он колебался так же, как и у предыдущего вида, причем отдельные скачкообразные движения вперед имели в длину $^1/_{1000}$ дюйма. Мы можем поэтому заключить, что сочленения этого и предыдущего вида злаков долго продолжают нутировать по кругу и что это движение может превратиться в апогеотропическое, как только стебель будет приведен в наклонное или горизонтальное положение.

Движения цветоносов Oxalis carnosa, обусловленные апогеотропизмом и другими силами. — Движения цветоноса и трех или четырех цветоножек, которые несет главная ось соцветия этого растения, отличаются чрезвычайной сложностью и определяются несколькими различными причинами. Как мы видели в четвертой главе (рис. 91), во время распускания цветов оба эти органа нутируют по кругу около одного и того же места. Но вскоре после того как цветы начали увядать, цветоножки изгибаются вниз, что обусловлено эпинастией; это видно из того, что в двух случаях, когда горшки были расположены горизонтально, цветоножки приняли по отношению к главной оси соцветия то же положение, какое они имели бы, если бы оставались вертикальными, т. е. каждая из них образовала с осью угол приблизительно в 40°. Если бы на растения действовал геотропизм или афелиотропизм (растение было освещено сверху), то они направились бы к центру земли. Главная ось одного соцветия была привязана к палочке в вертикальном положении, и одна из направленных прямо вверх цветоножек, у которой наблюдалась круговая нутация в то время, когда цветок был раскрыт, продолжала нутировать по кругу в течение по крайней мере 24 часов после того, как он увял. Затем она начала изгибаться вниз и через 36 часов оказалась расположенной немного ниже горизонта. Тогда был начат новый рисунок (A, рис. 185), согласно которому цветоножка опускалась по зигзагообразной линии от 7 часов 20 минут вечера 19-го до 9 часов утра 22-го. Теперь она была направлена почти отвесно вниз, и стеклянную нить пришлось снять и прикрепить поперек основания молодой коробочки. Мы ожидали, что в своем новом положении цветоножка будет неподвижной, однако она продолжала медленно колебаться из стороны в сторону, подобно маятнику, т. е. в плоскости, расположенной под прямым углом к той, в которой она опускалась. Как показано на диаграмме в B, это круговое нутационное движение наблюдалось от 9 часов утра 22-го до 9 часов утра 24-го. Мы не имели возможности дольше производить наблюдения над этой отдельной цветоножкой. Однако она несомненно продолжала нутировать по кругу, пока коробочка почти созрела (на что требуется лишь немного времени), а после этого двигалась вверх.

Восходящее движение (С, рис. 188) осуществляется отчасти благодаря тому, что вся цветоножка поднимается, так же как раньше вследствие эпинастии она опускалась, а именно, при помощи сочленения, которое соединяет ее с главною осью соцветия. Так как это восходящее движение происходило у растений, находившихся в темноте, и не зависело от положения, в котором была

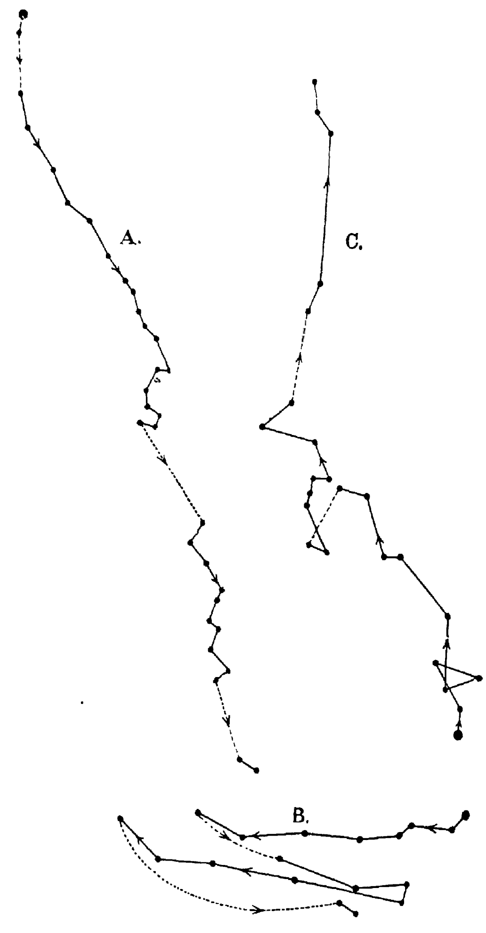


Рис. 188. *Oxalis carnosa*

Движения цветоножки, зарисованные на вертикальной стеклянной пластинке: А — эпинастическое движение вниз; В — круговая нутация, происходящая в то время, когда цветоножка свисает вертикально; С — происходящее затем движение вверх, обусловленное апогеотропизмом и гипонастией.

закреплена главная ось соцветия, то причиною его не могли быть ни гелиотропизм, ни паогеотропизм, а только гипонастия. Кроме этого движения в сочленении, наблюдалось и другое, совсем иного рода, ибо цветоножка изгибается вверх в средней своей части. Если случается, что цветоножка в это время сильно наклонена вниз, то изгиб вверх бывает настолько велик, что в целом образуется крючок. Таким образом, верхний конец, несущий коробочку, всегда располагается вертикально, и так как это происходит в темноте и независимо

от положения, в каком была привязана главная ось соцветия, то изгиб вверх не может быть обусловлен гелиотропизмом или гипонастией, а только апогеотропизмом.

Чтобы зарисовать это движение вверх, нить была прикреплена к цветоножке, несущей почти зрелую коробочку, которая начинала изгибаться вверх двумя только что описанными способами. Ее движение зарисовывалось (смотри C, рис. 188) в течение 53 часов, после чего она сделалась почти вертикальной. Как мы видим, движение сильно зигзагообразное, с несколькими небольшими петлями. Отсюда мы можем заключить, что это движение представляет собою видоизмененную круговую нутацию.

Некоторые виды Oxalis, повидимому, извлекают выгоду из того обстоятельства, что их цветоножки сначала изгибаются вниз, а затем вверх. Они известны тем, что разбрасывают свои семена путем разрыва коробочки, стенки которой, подобно серебряной бумаге, настолько тонки, что через них легко мог бы проникнуть дождь. Но как только лепестки завянут, чашелистики поднимаются вверх и окружают молодую коробочку, образуя над нею превосходную крышу сейчас же после того, как цветоножка изогнется вниз. Благодаря последующему изгибу цветоножки вверх, созревшая коробочка поднимается над почвой по сравнению с тем моментом, когда она свисала, на расстояние, в два раза превышающее длину цветоножки, и таким образом получает возможность разбрасывать свои семена на большее расстояние. Чашелистики, окружающие молодую завязь, обладают дополнительным приспособлением, позволяющим им широко раскрываться, когда семена созреют, и таким образом не мешать их рассеиванию. Говорят, что коробочки с *Oxalis acetosella* иногда зарываются под опавшие листья или мох на земле, но это не может иметь места у коробочек *O. carnosa*, так как ее деревянистый стебель слишком высок.

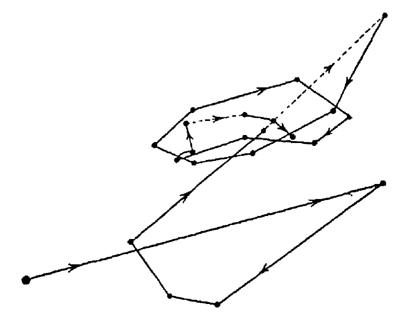


Рис. 189. *Oxalis acetosella*

Путь, пройденный верхней частью цветоножки во время ее подъема; зарисовывался от 11 часов утра 1 июня до 9 часов утра 3-го. Рисунок здесь уменьшен до половины первоначальной величины.

Oxalis acetosella. — Цветоножки снабжены сочленением, находящимся посередине, так что нижняя часть их соответствует главной оси соцветия, а верхняя — одной из цветоножек *O. carnosa*. После того как цветок начал увядать, верхняя часть изгибается вниз, и вся цветоножка образует тогда крючок. Что этот изгиб обусловлен эпинастией, мы можем заключить из опыта с *O. carnosa*. Когда коробочка близка к созреванию, то верхняя часть выпрямляется и становится вертикальной. Это явление обусловливается гипонастией или апогеотропизмом, или обоими вместе, но не гелиотропизмом, ибо происходило и в темноте. Наблюдения над короткой крючкообразной частью цветоножки клейстогамного цветка, несущего почти зрелую коробочку, производились в темноте в течение трех дней. Верхушка коробочки сначала была направлена отвесно вниз, но в течение трех дней она поднялась на 90°, после чего оказалась горизонтальной. Движение в течение двух последних дней показано на рис. 189, из которого можно видеть, как сильно цветоножка нутировала по кругу во время подъема. Линии главного движения проходили под прямым углом к плоскости первоначального крючкообразного изгиба цветоножки. Дальнейшее движение не зарисовывалось, но еще через два дня цветоножка с коробочкою выпрямилась и стояла вертикально.

Заключительные замечания об апогеотропизме. — Если апогеотропизм почему-либо ослабевает, то он действует, как показано в нескольких предыдущих случаях, усиливая всегда происходящее круговое нутационное движение в направлении, противоположном действию силы тяжести, и уменьшая его в направлении этой силы, а также в обе стороны [поперек направления силы тяжести]. Движение вверх становится, таким образом, неодинаковым по скорости и иногда прерывается периодами покоя. Если при этом образуются еще неправильные эллипсы или петли, то их длинные оси почти всегда направлены по линии силы тяжести совершенно так же, как это бывает при гелиотропических движениях по отношению к свету. По мере того как возрастает энергия действия апогеотропизма, образование эллипсов или петель прекращается, и движение становится сначала сильно, а потом все менее и менее зигзагообразным и, наконец, прямолинейным. Из этого постепенного изменения природы движения и еще более из того, что все растущие части, на которые только действует апогеотропизм (за исключением тех случаев, когда имеются подушечки), непрерывно нутируют по кругу, мы можем заключить, что даже прямолинейное движение является только чрезвычайно видоизмененной формой круговой нутации. Замечательно, что стебель или другой орган, который обладает высокой апогеотропической чувствительностью и быстро изгибается по прямой линии вверх, часто как бы по инерции переходит по ту сторону вертикали. Затем он изгибается немного назад к точке, вокруг которой он в конце концов начинает нутировать по кругу. Два примера этого наблюдались у гипокотилей *Beta vulgaris*, причем один из них показан на рис. 183; два других примера относятся к гипокотилю Brassica. Это происходящее как бы по инерции движение, вероятно, является результатом накопления действия апогеотропизма. Чтобы установить, как долго может проявляться такое последействие, горшок с проростками Beta был положен в темноте на бок, и через 3 часа 15 минут гипокотили сильно наклонились. Затем горшок, все еще в темноте, был поставлен вертикально, и движения двух гипокотилей были зарисованы. Один продолжал изгибаться в своем первоначальном направлении, теперь противоположном действию апогеотропизма, в течение приблизительно 37 минут, быть может — даже 48 минут; но через 61 минуту он двигался в противоположном направлении. Другой гипокотиль, поставленный вертикально, продолжал двигаться по своему прежнему пути в течение, по крайней мере, 37 минут.

На различные виды и различные части одного и того же вида апогеотропизм действует весьма неодинаково. Молодые проростки, большинство которых нутирует по кругу, быстро и сильно изгибаются вверх и становятся вертикальными за время значительно меньшее, чем любое старое растение из тех, которые мы наблюдали. Однако обусловлено ли это их более высокой апогеотропической чувствительностью или только их большей гибкостью, мы не знаем. Один гипокотиль Beta изогнулся на 109° за 3 часа 8 минут, а гипокотиль Phalaris — на 130° за 4 часа 30 минут. С другой стороны, стебель травянистой Verbena поднялся на 90° приблизительно за 24 часа, стебель Rubus — на 67° за 70 часов, стебель Cytisus — на 70° за 72 часа, стебель молодого американского дуба — только на 37° за 72 часа. Стебель молодого *Cyperus alternifolius* поднялся всего на 11° за 96 часов, причем изгиб был ограничен самым его основанием. Хотя влагалищеобразные семядоли Phalaris обладают такой необычайной апогеотропической чувствительностью, однако вы-

ступающие из них первые настоящие листья обнаруживают только следы этого действия. Два листа папоротника *Nephrodium molle*, оба молодые, один с закрученной еще внутрь верхушкой, находились в течение 46 часов в горизонтальном положении и в течение этого времени они поднялись так мало, что можно было сомневаться, имело ли в данном случае место настоящее апогеотропическое движение.

Наиболее замечательный известный нам случай различной чувствительности к силе тяжести, а вследствие этого и различия движений в разных частях одного и того же органа, представляют черешки семядолей *Ipomoea leptophylla*. Базальная часть их на небольшом протяжении, где они соединяются с неразвитым гипокотилем и корешком, сильно геотропична, в то время как вся верхняя часть сильно апогеотропична. Однако участок, находящийся вблизи пластинок семядолей, через некоторое время обнаруживает действие эпинастии и изгибается вниз, чтобы выйти из почвы в форме дуги. Затем он выпрямляется, и тогда на него снова действует апогеотропизм.

Горизонтально положенная ветка *Cucurbita ovifera* в течение 7 часов двигалась вверх по прямой линии, пока не достигла 40° выше горизонта. Затем она начала нутировать по кругу, не имея как будто тенденции подниматься выше вследствие своего свойства стлаться по земле. Другая вертикальная ветка была привязана к палочке у самого основания усика, а затем горшок был положен в темноте горизонтально. В этом положении усик нутировал по кругу и в течение 14 часов описал несколько больших эллипсов, что он делал также и на следующий день, но в течение всего этого времени он не обнаружил ни малейшей апогеотропической реакции. С другой стороны, когда ветки другого растения из Cucurbitaceae, *Echynocystis lobata*, были прикреплены в темноте таким образом, что усики свисали ниже горизонта, то они немедленно начали изгибаться вертикально вверх, и, двигаясь так, они перестали нутировать по кругу сколько-нибудь заметным образом. Но как только они приняли горизонтальное положение, они снова начали заметно совершать круговые движения.* Усики *Passiflora gracilis* точно так же апогеотропичны. Две ветки были привязаны так, что их усики были наклонены на много градусов ниже горизонта. Над одним из них наблюдения велись 8 часов, в течение которых он поднимался, описав два круга, один над другим. Другой усик в течение первых 4 часов поднимался по довольно прямой линии, сделавши, однако, на своем пути одну небольшую петлю. Затем он стоял приблизительно на 45° выше горизонта и в этом положении в течение остальных 8 часов наблюдения нутировал по кругу.

Часть или орган, которые в молодом возрасте апогеотропически чрезвычайно чувствительны, теряют эту особенность в более зрелом возрасте. Как показатель независимости этой чувствительности и кругового нутационного движения, замечательно то обстоятельство, что круговая нутация продолжается иногда некоторое время и после того, как всякая способность изгибаться от центра земли исчезла. Так, проросток апельсина, имевший всего 3 молодых листа, но довольно негибкий стебель, будучи приведен в горизонтальное положение, не дал ни малейшего изгиба в течение 24 часов. Тем не менее, он все время нутировал по кругу в пределах небольшого пространства. Приведенный в такое

* Подробности смотри в работе «Движения и повадки лазящих растений» [см. этот том, стр. 113].

же положение, гипокотиль молодого проростка *Cassia tora* сделался вертикальным через 12 часов, а гипокотиль более старого проростка — через 28 часов, гипокотиль же третьего, еще более старого проростка, в $1^1/_2$ дюйма высотою, оставался горизонтальным в течение двух дней, но все это время явственно нутировал по кругу.

Если семядоли Phalaris или Avena положить горизонтально, то сначала изгибается вверх самая верхняя часть, а затем — нижняя. Поэтому, после того как нижняя часть сильно изогнется вверх, верхняя оказывается вынужденной изгибаться назад в противоположном направлении, чтобы выпрямиться и принять вертикальное положение. Этот последующий процесс выпрямления также обусловлен апогеотропизмом. Верхние части 8 молодых семядолей Phalaris были сделаны негибкими путем приклеивания их к тонким стеклянным палочкам, так что они совсем не могли изгибаться. Однако это не помешало базальной части изогнуться вверх. Стебель или другой орган, который изгибается вверх под влиянием апогеотропизма, развивает значительную силу. Его собственный вес, который ему, конечно, приходится преодолевать, почти во всех случаях достаточен, чтобы заставить орган сначала изогнуться немного вниз. Однако нисходящий путь часто становится косым вследствие одновременного кругового нутационного движения. Расположенные горизонтально семядоли Avena оказались способными не только преодолеть свой собственный вес, но и взбороздить выше себя мягкий песок, оставляя с нижней стороны возле своих оснований небольшие открытые пространства в форме полумесяца. Это представляет замечательное доказательство развиваемой силы.

Так как под действием апогеотропизма верхушки семядолей Phalaris и Avena изгибаются вверх раньше, чем базальные части, и так как эти же самые верхушки, при раздражении боковым светом, передают в нижнюю часть некоторое влияние, заставляя ее изгибаться, то мы полагали, что то же самое правило может относиться и к апогеотропизму. В виду этого кончики 7 семядолей Phalaris были обрезаны в трех случаях на 0,2 дюйма и в четырех других — на 0,14, 0,12, 0,1 и 0,07 дюйма. Однако эти семядоли, будучи приведены в горизонтальное положение, отклонились вверх так же, как и не ампутированные экземпляры в тех же горшках, показывая этим, что чувствительность к действию силы тяжести не ограничена их верхушками.[74]

Геотропизм

Это движение является прямой противоположностью апогеотропизма. Многие органы изгибаются вниз вследствие эпинастии или афелиотропизма, или своего собственного веса. Но мы встречали очень мало случаев обусловленного геотропизмом нисходящего движения у надземных органов. Мы приведем, однако, в нижеследующем разделе один хороший пример этого явления у *Trifolium subterraneum* и один вероятный — у *Arachis hypogaea*.

С другой стороны, все корни, которые проникают в почву (включая видоизмененные корневидные черешки Megarrhiza и *Ipomoea leptophylla*), направляются на своем пути вниз геотропизмом. То же наблюдается и у многих воздушных корней, в то время как другие, например воздушные корни плюща, повидимому, безразличны к его действию. В первой главе нами были описаны движения корешков некоторых проростков. Мы можем там видеть (рис. 1), как корешок капусты, на-

правленный вертикально вверх и испытывающий поэтому очень незначительное влияние со стороны геотропизма, нутировал по кругу и как другой корешок (рис. 2), который сначала был приведен в наклонное положение, изгибался по зигзагообразной линии вниз, оставаясь иногда на время неподвижным. Два другие корешка капусты двигались вниз по почти прямолинейному пути. Один корешок боба, поставленный вертикально (рис. 20), сделал большой изгиб и затем двигался зигзагообразно. Но так как, опускаясь вниз, он испытывал более сильное влияние геотропизма, то движение его было почти прямолинейным. Один корешок Cucurbita, направленный прямо вверх (рис. 26), также сначала двигался зигзагообразно и описывал небольшие петли, но затем двигался по прямой линии. Приблизительно такой же результат наблюдался и у корешков *Zea mays*. Однако наилучшее доказательство тесной связи между круговой нутацией и геотропизмом было дано корешками Phaseolus, Viola и Quercus и в меньшей степени корешками Zea и Aesculus (см. рис. 18, 19, 21, 41 и 52), ибо когда они были вынуждены расти и скользить вниз по сильно наклонным поверхностям закопченных стеклянных пластинок, то они оставляли отчетливые извилистые следы.

Зарывание плодов с семенами Trifolium subterraneum. — Цветочные головки этого растения замечательны в том отношении, что они образуют только 3 или 4 развитых цветка, расположенных снаружи. Все другие цветы недоразвиты и видоизменены в твердые зубчики с проходящим посередине вверх пучком сосудов. Через некоторое время на их верхушках развиваются 5 длинных, эластичных, когтевидных выступов, представляющих доли чашечек. Как только развитые цветы увядают, они изгибаются вниз, если предположить, что цветонос стоит при этом вертикально, и затем тесно окружают верхнюю часть соцветия. Это движение обусловлено эпинастией, так же как у цветов *T. repens*. Недоразвитые срединные цветы следуют в конце концов один за другим по тому же пути. В то время как развитые цветы изгибаются таким образом вниз, весь цветонос искривляется книзу и сильно увеличивается в длину, пока цветочные головки не достигают почвы. Вошэ* говорит, что когда растение расположено таким образом, что головки не могут скоро достигнуть почвы, то цветоносы вырастают до необычайной длины — от 6 до 9 дюймов. В каком бы положении ни находились ветки, верхняя часть цветоноса под влиянием гелиотропизма сначала изгибается вертикально вверх, но как только цветы начинают увядать, начинается изгиб всей оси соцветия вниз. Так как это последнее движение происходит в полной темноте и наблюдается у цветоносов, отходящих и от вертикальных, и от свисающих вниз веток, то оно не может быть обусловлено афелиотропизмом или эпинастией, а должно быть отнесено за счет геотропизма. Девятнадцать вертикальных цветочных головок, отходящих от веток во всевозможных положениях, на растениях, растущих в теплице, были помечены ниткой. Через 24 часа шесть из них оказались свисающими вертикально вниз и, следовательно, переместились за это время на 180°. Десять были расположены ниже горизонта, передвинувшись приблизительно на 90°. Три очень молодых оси соцветия опустились за это время лишь немного вниз, но еще через 24 часа были сильно наклонены.

В то время, когда цветочные головки достигают почвы, более молодые недоразвитые цветы в центре еще тесно сомкнуты и образуют конический выступ, тогда как на внешней стороне соцветия и развитые и недоразвитые цветы перевернуты и тесно окружают его ось. Таким образом, они оказываются приспо-

* «Hist. Phys. des Plantes d'Europe», tome II, 1841, p. 106.

собленными к тому, чтобы оказывать возможно меньшее сопротивление прониканию в почву, хотя диаметр цветочной головки остается еще значительным. Способы, которыми осуществляется это проникание, будут сейчас описаны. Цветочные головки способны зарываться в обыкновенную садовую землю, и особенно легко—в песок или в тонко просеянную и довольно хорошо уплотненную золу. Глубина, на которую они проникают, при измерении от поверхности до основания головки, составляла от 1/4 до 1/2 дюйма, но в одном случае была даже больше 0,6 дюйма. У растения, находившегося в доме, одна головка частично зарылась в песок в течение 6 часов. Через 3 дня были видны только кончики отогнутых чашелистиков, а через 6 дней все исчезло. Но у растений в природе, если судить по случайным наблюдениям, они зарываются в течение значительно более короткого времени.

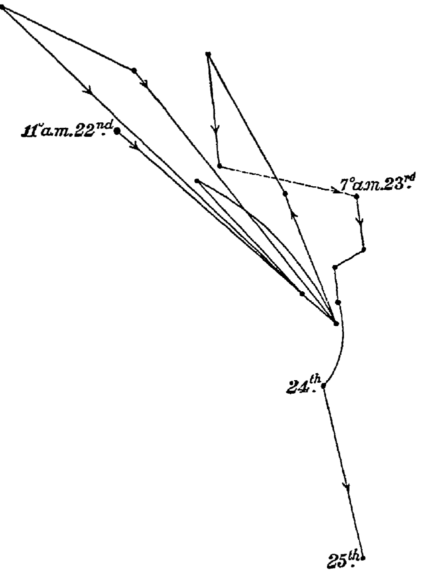


Рис. 190. *Trifolium subterraneum*

Движение вниз ножки соцветия от 19° ниже горизонта до почти вертикального свисающего положения; зарисовывалось от 11 часов утра 22 июля до утра 25-го. Стеклянная нить была прикреплена поперек ножки, при основании цветочной головки.*

[*a.m.* — утра.]

После того как головки зарылись, центральные недоразвитые цветы значительно увеличиваются в длину, становятся менее гибкими и белеют. Они постепенно изгибаются один за другим вверх или же к ножке, точно так же, как сначала это делали развитые цветы. Во время такого движения длинные когти на их верхушках захватывают с собою немного земли. Таким образом, цветочная головка, которая находится в земле уже достаточный промежуток времени, образует довольно большой шар, состоящий из недоразвившихся цветов, отделенных один от другого землею и окружающих маленькие бобики (продукт развитых цветов), которые тесно прилегают к верхней части цветоноса. Чашелистики развитых и недоразвитых цветов покрыты простыми и многоклеточными волосками, которые обладают способностью поглощения: при помещении их в слабый раствор углекислого аммония (2 грана на 1 унцию воды) содержащаяся в них протоплазма тотчас же становилась зернистой и позже обнаруживала обычные медленные движения. Этот клевер обыкновенно растет на сухой почве; однако имеет ли поглотительная способность, обнаруживаемая волосками зарывшихся цветочных головок, какое-либо значение для них, мы не знаем. Из тех цветочных головок, которые в силу своего положения оказались неспособными достигнуть почвы и зарыться, лишь немногие дают семена, в то время как зарывшиеся цветочные головки всегда производили, по нашим наблюдениям, столько семян, сколько было развитых цветов.

Теперь мы рассмотрим движения цветоноса, изгибающегося к почве. В IV главе, рис. 92, стр. 297, мы видели, что вертикальная молодая цветочная головка

* [На рис. 190 в английском оригинале допущена ошибка: самая верхняя стрелка (вторая слева) должна иметь обратное направление. В нашем издании эта ошибка не исправлена. — *Ред.*]

заметно нутировала по кругу и что это движение продолжалось и после того, как цветонос начал изгибаться вниз. Над тем же цветоносом велись наблюдения, когда он был приподнят над горизонтом на 19°, причем в течение двух дней он нутировал по кругу. Наблюдения над другим цветоносом, который уже изогнулся на 36° ниже горизонта, велись от 11 ч. утра 22 июля до 27-го, когда он принял вертикально-свисающее положение. Движение этого цветоноса в течение первых 12 часов, а также его положение в три последовательные утра до 25-го, когда он сделался почти вертикальным, показаны на рис. 190. В течение первого дня цветонос ясно нутировал по кругу, ибо он переместился 4 раза вниз и 3 раза вверх. И в каждый последующий день, пока он опускался вниз, продолжалось то же движение, однако оно наблюдалось нерегулярно и было менее сильно выражено. Следует отметить, что наблюдения над этими цветоносами велись в доме под двойным потолочным окном и что обыкновенно они двигались вниз значительно медленнее, чем цветоносы растений, растущих в природе или в теплице.

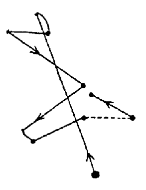


Рис. 191. *Trifolium subterraneum*

Круговое нутационное движение ножки соцветия, зарисованное в то время, когда цветочная головка зарывалась в песок, причем отогнутые зубчики чашечки были еще видны; зарисовывалось от 8 часов утра 26 июля до 9 часов утра 27-го. Стеклянная нить была прикреплена поперек ножки, вблизи цветочной головки.



Рис. 192. *Trifolium subterraneum*

Движение той же ножки после того, как цветочная головка совсем зарылась в песок; зарисовывалось от 8 часов утра до 7 часов 15 минут вечера 29 июля.

Зарисовывалось также движение другой вертикально свисающей ножки с цветочною головкой, когда эта последняя находилась на полдюйма выше почвы, и затем, когда она в первый раз ее коснулась. В обоих случаях каждые 4 или 5 часов описывались неправильные эллипсы. Одна ножка на растении, которое было принесено в дом, за один день переместилась из вертикального, направленного вверх положения в отвесно свисающее, причем в течение первых 12 часов путь был почти прямолинейным, но с небольшими хорошо выраженными зигзагами, которые обнаруживали истинную природу движения. Наконец, круговая нутация одной ножки зарисовывалась в течение 51 часа в то время, когда она наискось зарывалась в небольшую кучку песка. После того, как она зарылась на такую глубину, что были видны только кончики чашелистиков, в течение 25 часов была зарисована приведенная фигура (рис. 191). Когда цветочная головка совершенно исчезла под песком, в течение 11 часов 45 минут был сделан другой чертеж (рисунок 192), и здесь опять мы видим, что ножка нутировала по кругу.

Наблюдая, как зарывается цветочная головка, каждый может убедиться в том, что колебательное движение, обусловленное непрерывной круговой нутацией ножки, играет в этом процессе важную роль. Принимая во внимание, что цветочные головки имеют очень незначительный вес, что их ножки длинны, тонки и гибки и что они отходят от гибких веток, представляется невероятным, чтобы такой тупой предмет, как эти цветочные головки, мог проникнуть в почву при помощи давления растущей ножки, если бы этому не способствовало ее колебательное движение. После того как цветочная головка проникла в почву на небольшую глубину, выступает на сцену другой деятельный фактор: срединные жесткие недоразвившиеся цветы, из которых каждый заканчивается пятью длинными коготками, изгибаются к ножке; при этом головка затягивается вниз на большую глубину, чему одновременно содействует и круговое нутационное движение, продолжающееся и после того, как цветочная головка совершенно зарылась. Таким образом,

недоразвитые цветы действуют до некоторой степени подобно лапам крота, который отбрасывает землю назад, а свое туловище продвигает вперед.

Хорошо известно, что семенные коробочки различных резко отличающихся друг от друга растений либо зарываются в почву, либо образуются из недоразвитых цветов, продолжающих свое развитие под поверхностью почвы. Кроме описанного случая, сейчас будут приведены два других хорошо выраженных примера. Вероятно, главная получаемая таким образом выгода заключается в защите семян от животных, которые их пожирают. В случае *T. subterraneum* семена не только сохраняются путем зарывания, но также защищаются тесно окружающими их жесткими недоразвившимися цветами. Что здесь целью является защита, мы можем заключить с тем большим вероятием, что семена различных других видов этого же рода защищаются иными способами,* а именно — при помощи разрастания и смыкания чашечки или путем сохранения и изгиба вниз лепестка, называемого флагом, и т. д. Но наиболее замечательным является пример *T. globosum*, у которого верхние цветы стерильны, как и у *T. subterraneum*, но развиваются здесь в большие кисточки волосков, окутывающие и защищающие цветы, которые несут семена. Во всех этих случаях для плодов с их семенами может оказаться полезным, по замечанию м-ра Т. Тизельтон-Дайера, ** то обстоятельство, что они остаются несколько влажными. Польза такой влажности проливает, быть может, свет на присутствие всасывающих волосков у зарывающихся цветочных головок *T. subterraneum.* Согласно м-ру Бентаму, как указывает м-р Дайер, благодаря тому, что стебель *Helianthemum prostratum* стелется, «плоды приходят в соприкосновение с поверхностью почвы, а это отдаляет их созревание и благоприятствует таким образом достижению семенами бóльших размеров». Плоды Cyclamen и *Oxalis acetosella* зарываются лишь иногда и притом только под отмершие листья или мох. Если для растения представляет выгоду, чтобы его плоды лежали на сырой и прохладной почве, то в последних приведенных случаях мы имеем первый шаг к приобретению в дальнейшем способности проникать в почву при помощи всегда происходящего кругового нутационного движения.

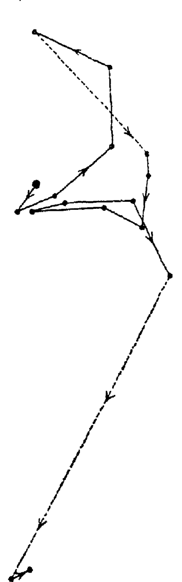


Рис. 193. *Arachis hypogaea*

Круговая нутация вертикального свисающего молодого гинофора; зарисовывалась на вертикальной стеклянной пластинке от 10 часов утра 31 июля до 8 часов утра 2 августа.

Arachis hypogaea. — Цветы, которые зарываются, отходят от крепких веток на высоте нескольких дюймов от поверхности почвы и стоят вертикально. После того как они опадают, гинофор, т. е. та часть, которая поддерживает завязь, вырастает до значительной длины, достигая 3 или 4 дюймов, и изгибается отвесно вниз. Она очень напоминает цветоножку, но имеет гладкую заостренную верхушку, которая содержит семяпочки и сначала совсем не увеличивается. Достигнув почвы, верхушка проникает в нее; в одном случае, который мы наблюдали, она проникла на глубину 1 дюйма, в другом — на 0,7 дюйма. Здесь она развивается в большой боб. Есть указания,*** что цветы, сидящие на растении слишком высоко для того, чтобы гинофор мог достичь почвы, никогда не образуют бобов.

* Vaucher, «Hist. Phys. des Plantes d'Europe», tome II, p. 110.

** См. его интересную статью в «Nature», April 4th, 1878, p. 446.

*** «Gard. Chronicle», 1857, p. 566.

Движения молодого гинофора, имевшего в длину около дюйма и свисавшего вертикально, зарисовывались в течение 46 часов при помощи стеклянной нити (со значками), прикрепленной в поперечном направлении немного выше верхушки. Увеличиваясь в длину, вследствие роста вниз, гинофор ясно нутировал по кругу (рис. 193). Затем он поднялся вверх, так что принял почти горизонтальное положение, а конечная часть его изогнулась вниз и в течение 12 часов следовала по почти прямолинейному пути, однако, как показано на рис. 194, с одной попыткой нутировать по кругу. Через 24 часа она сделалась почти вертикальной. Является ли возбуждающей причиной движения вниз геотропизм или афелиотропизм, установлено не было. Вероятно, однако, это не афелиотропизм, так как все гинофоры росли прямо вниз в почву, между тем как свет в теплице поступал как сверху, так и сбоку. Над другим более старым гинофором, верхушка которого почти достигала почвы, в течение 3 дней велись наблюдения так же, как и над вышеупомянутым коротким. Оказалось, что он все время нутировал по кругу. В течение первых 34 часов он описал фигуру, которая представляла четыре эллипса. Наконец, длинный гинофор, верхушка которого зарылась на глубину около полудюйма, был извлечен и приведен в горизонтальное положение. Он быстро начал изгибаться вниз по зигзагообразной линии; однако на следующий день конечный побелевший участок оказался немного сморщенным. Так как гинофоры не гибки и отходят от крепких веточек и так как они заканчиваются острыми гладкими кончиками, то, вероятно, они могут проникать в почву благодаря одной только силе роста. Однако этому процессу, повидимому, способствует и круговое нутационное движение, так как когда тонкий увлажненный песок был уплотнен вокруг верхушки одного достигшего почвы гинофора, то через несколько часов он был окружен узкой открытой трещиной. Через три недели этот гинофор был выкопан, и оказалось, что верхушка его на глубине несколько более полудюйма развилась в небольшой белый овальный боб.

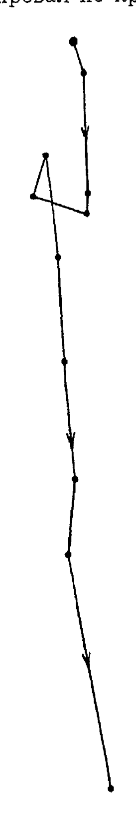


Рис. 194. *Arachis hypogaea*

Движение вниз того же молодого гинофора после того, как он принял горизонтальное положение; зарисовывалось на вертикальной стеклянной пластинке от 8 часов 30 минут утра до 8 часов 30 минут вечера 2 августа.

Amphicarpaea monoica. — Это растение образует длинные тонкие побеги, которые обвиваются вокруг подпорки и, конечно, нутируют по кругу. Ранним летом на нижних частях растения образуются более короткие побеги, которые растут отвесно вниз и проникают в почву. Во время наблюдений над ними один из них, заканчивавшийся крошечной почкой, зарылся за 24 часа в песок на глубину 0,2 дюйма. Он был поднят вверх и закреплен в наклонном положении приблизительно на 25° ниже горизонта при слабом освещении сверху. В этом положении за 24 часа он описал два вертикальных эллипса. Однако на следующий день, когда растение внесли в дом, он только очень слабо нутировал по кругу вокруг одного и того же места. Было видно, как другие веточки проникали в почву, и позже оказалось, что они проходили под поверхностью подобно корням на протяжении приблизительно двух дюймов и стали толще. Одна из них после такого роста в земле выступила на поверхность. В какой степени круговая нутация помогает этим нежным веточкам проникать в почву, мы не знаем; однако отогнутые волоски, которыми они покрыты, должны

помогать им в этой работе. Это растение образует одни бобы над землею, а другие в земле, причем по виду они сильно отличаются. Аза Грей говорит,* что подземные бобы образуются недоразвитыми цветами на ползучих веточках вблизи основания растения. Таким образом, эти цветы должны зарываться подобно цветам Arachis. Но можно предположить, что веточки, проникновение которых в почву мы наблюдали, образуют также подземные цветы и бобы.

Диагеотропизм

Кроме геотропизма и апогеотропизма имеется, согласно Франку, еще одна родственная форма движения, а именно, «поперечный геотропизм», или диагеотропизм, как мы хотели бы его назвать в соответствии с другими нашими терминами. Сила тяжести побуждает некоторые части располагаться более или менее поперек линии ее действия. ** Мы не производили никаких наблюдений над этим предметом и заметим здесь только, что положение вторичных корешков различных растений, которые простираются горизонтально или немного наклонены вниз, вероятно, рассматривалось бы Франком, как обусловленное поперечным геотропизмом. Так как в главе I было показано, что вторичные корешки Cucurbita оставляли на закопченной стеклянной пластинке змеевидные следы, то, очевидно, они нутировали по кругу, и едва ли можно сомневаться, что это относится и к другим вторичным корешкам. Поэтому представляется весьма вероятным, что они принимают свое диагеотропическое положение при помощи видоизмененной круговой нутации.

В заключение мы можем сделать вывод, что описанные в этой главе три рода движения, которые возбуждаются силою тяжести, представляют собою видоизмененную круговую нутацию. Различные части или органы одного и того же растения реагируют на это возбуждение весьма различным образом. Мы не видим оснований, почему действие силы тяжести должно прямо изменять состояние тургора и в дальнейшем — роста у одной части на верхней стороне, а у другой на нижней. Таким образом, мы приходим к заключению, что как геотропические, так и апогеотропические и диагеотропические движения, назначение которых в общих чертах мы можем понять, были выработаны, как полезные для растения, путем видоизменения происходящего всегда кругового нутационного движения. Это связано, однако, с предположением, что сила тяжести оказывает на молодые ткани некоторое влияние, достаточное, чтобы служить растению проводником.

* «Manual of the Botany of the Northern United States», 1856, p. 106.

** Эльфвинг описал недавно («Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg», B. II, 1880, S. 489) превосходный пример таких движений у корневищ некоторых растений.

ГЛАВА XI

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К СИЛЕ ТЯЖЕСТИ И ПЕРЕДАЧА ЕЕ ДЕЙСТВИЯ

Общие соображения. — *Vicia faba*, влияние ампутации корневых кончиков. — Регенерация кончиков. — Результаты непродолжительного действия геотропизма на кончики корешков и их последующей ампутации. — Влияние косого срезывания верхушек. — Влияние прижигания кончиков. — Влияние смазывания кончиков жиром. — *Pisum sativum*, прижигание кончиков корешков поперек и с верхней и с нижней стороны. — Phaseolus, прижигание и смазывание кончиков жиром. — Gossypium. — Cucurbita, прижигание кончиков поперек и с верхней и с нижней стороны. — Zea, прижигание кончиков. — Заключительные замечания и краткий обзор главы. — Выгоды, вытекающие из локализации геотропической чувствительности в кончиках корешков.

Цесельский указывает, * что когда корни Pisum, Lens и Vicia с отрезанными кончиками приводились в горизонтальное положение, то геотропизм на них не действовал, но несколькими днями позже, когда образовывались новый корневой чехлик и новая точка роста, эти корни изгибались отвесно вниз. Далее он указывает, что если кончики отрезаны после того, как корешки некоторое короткое время пробыли в горизонтальном положении, но прежде, чем они начали изгибаться вниз, то в какое бы положение их затем ни поместить, они все же изогнутся, как если бы на них действовал геотропизм. Это показывает, что прежде чем кончик был отрезан, из него уже было передано в изгибающуюся часть некоторое возбуждение. Сакс повторил эти опыты. Он отрезал от кончиков корешков боба (*Vicia faba*) участки от 0,05 до 1 мм длиною (при измерении от верхушки точки роста) и помещал их горизонтально или вертикально во влажном воздухе, почве и воде; в результате они изгибались во всех возможных направлениях.** Поэтому Сакс выразил сомнение в правильности выводов Цесельского. Но так как мы видели, что у некоторых растений кончик корешка чувствителен к прикосновению и другим раздражителям и что он передает какое-то влияние в верхнюю растущую часть, заставляя ее изгибаться, то нам казалось, что в утверждении Цесельского не было *a priori* ничего невероятного. Поэтому мы решили повторить его опыты и произвести другие над различными видами и с применением различных методов.

Vicia faba. — Корешки этого растения помещались горизонтально или над водою, или таким образом, что их нижние поверхности как раз касались

* «Abwärtskrümmung der Wurzel», Inaug. Dissert., Breslau, 1871, S. 29.
** «Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg», Heft III, 1873, S. 432.

последней. Предварительно их кончики обрезались возможно более аккуратно в поперечном направлении на различную длину, которая измерялась от верхушки корневого чехлика и которая будет указана в каждом отдельном случае. Свет всегда исключался. Предварительно мы испытывали сотни неповрежденных корешков в таких же условиях и нашли, что все они, за исключением больных, образовывали ясные геотропические изгибы менее чем за 12 часов. В опыте с четырьмя корешками, кончики которых были обрезаны на 1,5 мм, новые корневые чехлики и точки роста образовались через 3 дня и 20 часов, и когда их поместили горизонтально, то они дали геотропическую реакцию. В нескольких других случаях эта регенерация кончиков и возобновление чувствительности происходили в течение несколько более короткого времени. Поэтому наблюдения над корешками с отрезанными кончиками должны производиться от 12 до 48 часов после операции.

Четыре корешка были расположены горизонтально, причем их нижние поверхности касались воды, а кончики были отрезаны всего на 0,5 мм. Через 23 часа три из них еще были горизонтальны, через 47 часов один из трех дал ясный геотропический изгиб, а через 70 часов и остальные два обнаруживали следы этой реакции. Четвертый корешок образовал вертикальный геотропический изгиб через 23 часа, но оказалось, что у него случайно был отрезан только корневой чехлик, а не точка роста, так что этот случай не представлял действительного исключения, и его можно было не принимать во внимание.

Пять корешков были расположены горизонтально, как и в последнем случае, и кончики их были отрезаны на 1 мм. Через 22—23 часа четыре из них оставались еще горизонтальными, а один слегка изогнулся геотропически. Через 48 часов последний сделался вертикальным, второй также несколько изогнулся геотропически, два оставались почти горизонтальными, последний же, т. е. пятый, рос необычным образом, ибо он был наклонен вверх под углом 65° выше горизонта.

Четырнадцать корешков, у которых кончики были отрезаны на 1,5 мм, были расположены горизонтально на небольшой высоте над водою. Через 12 часов все оставались горизонтальными, в то время как пять контрольных, или стандартных, экземпляров в том же сосуде все значительно изогнулись вниз. Через 24 часа некоторые из ампутированных корешков оставались горизонтальными, но некоторые обнаруживали следы геотропизма, один же дал ясную геотропическую реакцию, ибо имел наклон на 40° ниже горизонта.

Наблюдения над семью горизонтально расположенными корешками, кончики которых были обрезаны на необычную длину 2 мм, к сожалению, были произведены лишь через 35 часов. Три были еще горизонтальными, однако четыре, к нашему изумлению, оказались с более или менее ясными геотропическими изгибами.

В предыдущих опытах перед отрезыванием кончиков корешки измерялись, и через 24 часа все они сильно увеличивались в длину; однако приводить результаты измерений не стоит. Более важен установленный Саксом факт, что скорость роста различных частей корешков с отрезанными кончиками была такая же, как и у неповрежденных. Всего описанным выше способом было оперировано двадцать девять корешков, и из них лишь немногие обнаружили в течение 24 часов геотропический изгиб, между тем как корешки с неповрежденными кончиками, как уже отмечалось, менее чем за половину этого срока всегда сильно изгибались вниз. Часть корешка, которая изгибается больше всего, находится от кончика на расстоянии от 3 до 6 мм, и так как изгибающаяся часть после операции продолжает расти, то нельзя было бы понять, почему она не образует геотропического изгиба, если бы этот изгиб не зависел от некоторого влияния, переданного из кончика. Ясное доказательство такой передачи мы

имеем в опытах Цесельского, которые мы повторили и расширили следующим образом.

Семена боба были положены в рыхлый торф рубчиками вниз, и после того, как их корешки выросли отвесно вниз на длину от $^{1}/_{2}$ до 1 дюйма, из них были отобраны шестнадцать совершенно прямых, положены горизонтально на торф и покрыты тонким слоем его. В среднем они оставались лежать таким образом 1 час 37 минут. Затем кончики были срезаны поперек на 1,5 мм, и корни немедленно после этого помещены в торф в вертикальном положении. В этом положении геотропизм не должен вызывать никаких изгибов, но если какое-либо влияние уже было передано от кончика к части, которая изгибается больше всего, то мы могли ожидать, что эта часть изогнется в направлении, в котором геотропизм действовал раньше. Следует отметить, что этим корешкам, лишенным своих чувствительных кончиков, геотропизм не мог теперь помешать изгибаться в том или ином направлении. В результате, из шестнадцати расположенных вертикально корешков четыре в течение нескольких дней продолжали расти прямо вниз, в то время как двенадцать в большей или меньшей степени изогнулись в сторону. У двух из двенадцати можно было заметить следы изгиба через 3 часа 30 минут от того момента, когда они впервые были положены горизонтально. А все двенадцать ясно изогнулись через 6 часов и еще более ясно через 9 часов. У каждого из них изгиб был направлен в ту сторону, которая была обращена вниз в то время, когда корешки находились в горизонтальном положении. Изгиб простирался на расстояние от 5 до (в одном случае) 8 мм при измерении от срезанного конца. Из двенадцати изогнувшихся корешков пять образовали постоянные изгибы под прямым углом, остальные же семь сначала были изогнуты значительно меньше, и через 24 часа их изгиб в общем уменьшился, но не исчез совсем. Это уменьшение изгиба было бы естественным следствием, если бы действие геотропизма в течение 1 часа 37 минут влекло за собою только изменение тургора клеток, а не всего их дальнейшего роста. Пять корешков, изогнутых под прямым углом, закрепились в этом положении и продолжали от 4 до 6 дней расти в торфе в горизонтальном направлении на расстоянии около 1 дюйма. К этому времени образовались новые кончики, причем следует отметить, что регенерация происходила в торфе медленнее, чем в воде, быть может, вследствие того, что корешки часто рассматривали и при этом тревожили их. После регенерации кончиков стало возможным действие на них геотропизма, так что теперь они начали изгибаться вертикально вниз. Здесь мы приводим точное изображение (рис. 195) одного из этих пяти корешков, уменьшенное до половины естественной величины.

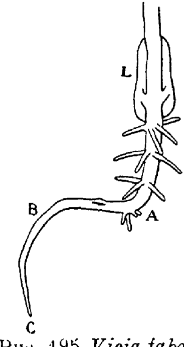


Рис. 195. *Vicia faba*

Корешок, после удаления кончика изогнувшийся в А под прямым углом вследствие предварительного действия геотропизма. L — сторона боба, которая лежала на торфе во время действия геотропизма на корешок. А—точка главного изгиба корешка, образовавшегося в то время, когда он находился в вертикальном положении. В — точка главного изгиба после регенерации кончика, когда геотропизм снова действовал. С — регенерированный кончик.

Затем мы попытались установить, будет ли достаточным для того, чтобы вызвать последействие, более кратковременное влияние геотропизма. Семь корешков находились в горизонтальном положении вместо 1 часа 37 минут, как в предыдущем опыте, в течение одного часа, и после того как их кончики были отрезаны (на 1, 5 мм), они были помещены во влажный торф в вертикальном положении. Три из них не обнаружили никакой реакции и в течение нескольких дней продолжали расти прямо вниз, четыре же через 8 часов 30 минут обнаружили только следы изгиба в направлении, в котором на них действовал гео-

тропизм. В этом отношении они сильно отличались от тех, которые экспонировались в течение 1 часа 37 минут, ибо из этих последних многие ясно изогнулись за 6 часов. Через 24 часа у одного из этих корешков изгиб почти исчез. У второго изгиб усиливался в течение двух дней, а затем уменьшался. Третий корешок остался изогнутым на все время, и его конечная часть составила с первоначальным вертикальным направлением угол около 45°. Четвертый корешок сделался горизонтальным. Два последние корешка в течение более двух дней продолжали расти в торфе в тех же направлениях, т. е. под углом в 45° ниже горизонта и горизонтально. На четвертое утро образовались новые кончики, геотропизм снова начал действовать на них, и корни изогнулись отвесно вниз — в точности так,как описанные в последнем абзаце пять корешков и как показано на приведенном здесь рисунке (рис. 195).

Наконец, еще пять корешков были подготовлены таким же образом, но подвергнуты действию геотропизма в течение всего 45 минут. Через 8 часов 30 минут только у одного из них наблюдался сомнительный геотропический изгиб. Через 24 часа два корешка еле заметно изогнулись в сторону, на которую действовал геотропизм. Через 48 часов радиус изгиба первого упомянутого корешка составлял 60 мм. Что этот изгиб был обусловлен действием геотропизма в то время, когда корешок находился в горизонтальном положении, обнаружилось через 4 дня, когда образовался новый кончик, ибо теперь корень рос отвесно вниз. Из этого опыта мы видим, что если кончики отрезываются после того, как геотропизм действовал на них всего в течение 45 минут, то хотя небольшое влияние и передается иногда в соседнюю часть корешка, все же оно редко оказывается достаточным, чтобы вызвать, и то лишь медленно, не очень хорошо выраженный изгиб.

В приведенных выше опытах из 29 горизонтально расположенных корешков с отрезанными кончиками лишь один рос в заметной степени неправильно и изогнулся вверх под углом в 65°. В опытах Цесельского корешки, повидимому, не проявляли больших неправильностей в росте, ибо если бы это имело место, то он не мог бы с такою уверенностью говорить об устранении всякого геотропического действия. Поэтому замечательно, что в опытах Сакса, который экспериментировал с большим количеством корешков с отрезанными кончиками, обычным результатом был чрезвычайно беспорядочный рост. Так как на горизонтально расположенные корешки с отрезанными кончиками геотропизм иногда оказывает слабое действие в течение короткого времени и так как его действие часто проявляется ясно через один или два дня, то мы считали возможным, что это влияние могло бы устранить неравномерность в росте, хотя оно и не было способно вызвать немедленный изгиб. Поэтому 13 корешков, из которых у 6 кончики были отрезаны в поперечном направлении на 1,5 мм, а у 7 других всего на 0,5 мм, были подвешены вертикально во влажном воздухе, так что геотропизм в этом положении на них не действовал. Однако в течение промежутка времени от 4 до 6 дней они не обнаружили больших неправильностей в росте. Тогда мы предположили, что если срезывание верхушки в поперечном направлении производилось неосторожно, то одна сторона отрезанного корня могла испытать большее раздражение, чем другая, либо вначале, либо в дальнейшем — во время регенерации кончика, и что это могло заставить корень изогнуться в одну сторону. В главе III было показано, что если срезать тонкий слой с одной стороны кончика корешка, то это заставляет корешок изгибаться от срезанной стороны. В виду этого 30 корешков с обрезанными на 1,5 мм кончиками были помещены так, что они росли отвесно вниз в воду. Двадцать из них были обрезаны под углом в 20° к линии, перпендикулярной к их продольным осям. Такие корни имели вид лишь слегка косо обрезанных. Остальные десять корешков были обрезаны под углом около 45°. В этих

условиях не менее 19 из 30 сильно искривились в течение 2 или 3 дней. Одиннадцать других корешков подверглись такой же обработке, с тем только отличием, что обрезан был всего 1 мм (включая сюда, как в этом, так и во всех других случаях, и корневой чехлик). Из них лишь один дал сильное и два другие слабое искривление, так что это количество случаев косого срезания верхушки оказалось недостаточным. Из упомянутых выше 30 корешков только один или два не обнаружили в первые 24 часа никакого искривления; однако оно ясно обнаружилось в 19 случаях на второй день и еще более заметно под конец третьего дня, когда произошла частичная или полная регенерация кончиков. Поэтому, когда на косом обрезке вновь образуется новый кончик, то, вероятно, он быстрее развивается на одной стороне, чем на другой, и это до некоторой степени побуждает соседнюю часть изгибаться в одну сторону. Отсюда кажется вероятным, что Сакс ненамеренно обрезал корешки, с которыми он экспериментировал, не в строго поперечном направлении.

Это объяснение случаев неправильного роста корешков с обрезанными кончиками находит себе подтверждение в результатах прижигания кончиков: часто с одной стороны поврежденной или убитой неизбежно оказывалась бóльшая площадь, чем с другой. Следует заметить, что в дальнейших опытах кончики сначала подсушивались фильтровальной бумагой, а затем слегка натирались сухой палочкой азотнокислого серебра или ляписа. Нескольких прикосновений ляписа достаточно, чтобы убить корневой чехлик и несколько наружных слоев клеток точки роста. Двадцать семь корешков, из которых некоторые были молоды и очень коротки, другие умеренной длины, были подвешены после такого прижигания вертикально над водою. Из них одни погружались в воду немедленно, остальные — на второй день. Над таким же количеством корешков того же возраста наблюдения велись без прижигания, как над контрольными. Через три или четыре дня контраст между подвергнутыми прижиганию и контрольными экземплярами был удивительно резкий. Контрольные росли прямо вниз, если не считать нормального изгиба, который мы назвали изгибом Сакса. Из 27 подвергнутых прижиганию корешков 15 необычайно искривились, 6 из них росли вверх и образовали крючки, так что их кончики иногда соприкасались с семенем вверху. 5 росли под прямым углом в сторону, и только немногие из остальных 12 были совсем прямыми; но некоторые из них под конец наших наблюдений сделались крючковатыми на своих крайних нижних концах. Корешки с прижженными кончиками, расположенные горизонтально, также иногда росли криво, однако, насколько мы могли заметить, не так часто, как корешки, подвешенные вертикально, ибо это наблюдалось всего у 5 из 19 таких корешков.

Вместо того чтобы обрезывать кончики, как в первой серии опытов, мы испытывали затем на горизонтально расположенных корешках действие прижигания ляписом по только что описанному способу. Однако сначала необходимо сделать несколько предварительных замечаний. Можно возразить, что ляпис должен повреждать корешки и препятствовать их изгибам. Однако в главе III приведены обширные доказательства, что прикосновение ляписом к кончикам вертикально свисающих корешков с одной стороны не останавливает их изгиба. Наоборот, это заставляет их изгибаться в сторону, противоположную той, к которой прикасались. Мы пробовали также прикасаться сразу и к верхней и к нижней сторонам кончиков нескольких корешков боба, расположенных горизонтально во влажной рыхлой земле. К кончикам трех прикоснулись с верхней стороны, что должно было способствовать их геотропическому изгибу, а к кончикам трех других — с нижней стороны, что должно было вызвать противодействие изгибу вниз. Три были оставлены в качестве контроля. Через 24 часа одного постороннего наблюдателя попросили отобрать из этих девяти ко-

решков два таких, которые изогнулись больше всего, и два таких, которые изогнулись меньше всего. Из этих последних он выбрал два, к которым прикасались с нижней стороны, а как наиболее изогнутые— два из тех, к которым прикасались с верхней стороны. Позже будут приведены аналогичные и еще более поразительные опыты с *Pisum sativum* и *Cucurbita ovifera*. Мы можем поэтому с уверенностью заключить, что само по себе прижигание кончика не мешает корешкам изгибаться.

В дальнейших опытах к кончикам молодых горизонтально расположенных корешков едва прикасались палочкой сухого ляписа, которую держали поперек так, чтобы кончик можно было прижечь по всей его окружности возможно более симметрично. Затем корешки были подвешены в закрытом сосуде над водою, которая поддерживалась довольно прохладною, а именно 55—59°F [12,7—15°C]. Это было сделано, потому что, как мы нашли, кончики более чувствительны к прикосновению при низкой, чем при высокой температуре, и мы думали, что это же правило будет иметь место и в отношении геотропизма. В одном только опыте девять корешков (которые были, пожалуй, слишком старыми, ибо достигли длины от 3 до 5 см), после того как их кончики были прижжены, были расположены во влажной рыхлой земле горизонтально и помещены при слишком высокой температуре, а именно при 68°F, т. е при 20°С. Поэтому результат не был таким удивительным, как в других опытах, а именно, хотя при осмотре через 9 часов 40 минут шести корней оказалось, что они не обнаруживали геотропической реакции, все же через 24 часа, когда были исследованы все девять, только два оставались горизонтальными, два обнаруживали следы геотропического изгиба и пять были слегка или умеренно геотропически изогнуты, но все же несравненно слабее, чем контрольные экземпляры. У семи из этих прижженных корешков в 10 мм от кончиков были сделаны метки, которые включали всю растущую зону, и через 24 часа средняя длина этой части составляла 37 мм, так что она увеличилась сравнительно со всею первоначальной длиной более чем в $3^1/_2$ раза. Необходимо, однако, помнить, что эти бобы находились при довольно высокой температуре.

Девятнадцать молодых корешков с прижженными кончиками в различное время были расположены горизонтально над водою. В каждом опыте велись наблюдения над равным количеством контрольных экземпляров. В первом опыте кончики трех корешков слегка соприкасались с ляписом в течение 6 или 7 секунд, т. е. дольше обыкновенного. Через 23 часа 30 минут (температура 55—56°F [12,7—13,3°C]) эти три корешка A, B, C (рис. 196) были еще горизонтальными, в то время как три контрольных экземпляра через 8 часов образовали слабые геотропические изгибы, а через 23 часа 30 минут (D, E, F) — сильные. У всех шести корешков, когда их в первый раз клали горизонтально, в 10 мм от их кончиков была поставлена метка. Через 23 часа 30 минут эта конечная часть, первоначально имевшая в длину 10 мм, увеличилась у прижженных экземпляров до средней длины в 17,3 мм и у контрольных—до 15,7 мм, что показано на рисунках сплошной поперечной линией; пунктирная же линия находилась в 10 мм от кончика. Следовательно, контрольные, или неприжженные, корешки в действительности выросли меньше, чем прижженные. Однако, это было, несомненно случайным явлением, ибо корешки разных возрастов растут с неодинаковою скоростью, и, кроме того, на рост различных индивидуумов действуют неизвестные причины. Состояние кончиков этих трех корешков, которые прижигались в течение значительно более продолжительного времени, чем обычно, было следующее. За почерневшим кончиком, или же частью, к которой непосредственно прикасался ляпис, следовала желтоватая зона, обусловленная вероятно поглощением некоторого количества ляписа. В A обе зоны вместе составляли 1,1 мм вдлину и 1,4 мм в диаметре при основании

желтоватой зоны; в B длина обеих была только 0,7 мм и диаметр 0,7 мм; в C длина 0,8 мм и диаметр 1,2 мм.

Три других корешка, кончики которых соприкасались с ляписом в течение 2 или 3 секунд, оставались (при температуре 58—59°F [14,4—15°C]) горизонтальными в течение 23 часов, причем контрольные корешки в течение этого времени, конечно, изогнулись геотропически. Конечная растущая часть прижженных корешков, в 10 мм длиною, увеличилась за этот промежуток времени до средней длины в 24,5 мм и у контрольных—до 26 мм. Разрез одного из прижженных кончиков показал, что зачерненная часть имела в длину 0,5 мм, из которых 0,2 мм приходились на точку роста, а слабое изменение окраски можно было подметить даже на расстоянии 1,6 мм от кончика корневого чехлика.

В другой серии из шести корешков (темп. 55°—57° F [12,7—13,9° C]) три контрольных корешка образовали ясные геотропические изгибы через $8^1/_2$ ча-

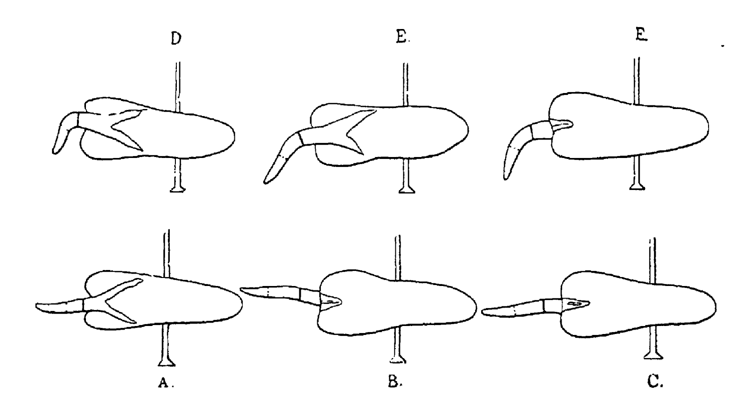


Рис. 196. *Vicia faba*

Состояние корешков, которые находились в горизонтальном положении в течение 23 часов 30 минут; A, B, C — кончики, к которым прикасались ляписом; D, E, F — неприжженные кончики. Длина корешков уменьшена наполовину, но случайно сами бобы не уменьшены в той же степени.

сов, и через 24 часа средняя длина их конечной части увеличилась с 10 мм до 21 мм. Когда прикладывали ляпис к трем прижигаемым экземплярам, то в течение 5 секунд его держали совсем неподвижно, и в результате черные точки оказались совсем крошечными. Поэтому через $8^1/_2$ часов, в течение которых не обнаружилось никакой геотропической реакции, снова был приложен ляпис. Когда еще через $15^1/_2$ часов эти экземпляры были опять осмотрены, то один оказался горизонтальным, а другие два обнаружили, к нашему удивлению, следы геотропического изгиба, который у одного из них вскоре после этого оказался сильно выраженным. Однако у этого последнего экземпляра изменивший окраску кончик имел в длину только $^2/_3$ мм. Растущая часть этих трех корешков увеличилась за 24 часа в среднем с 10 мм до 16,5 мм.

Было бы излишним детально описывать поведение остальных 10 прижженных корешков. Соответствующие контрольные экземпляры все образовали геотропические изгибы через 8 часов. Из подвергнутых прижиганию корешков над шестью первые наблюдения были сделаны через 8 часов, и только один из них обнаружил следы геотропического изгиба; над четырьмя первые наблюдения были сделаны через 14 часов, и из них только один дал слабую геотропическую реакцию. Через 23—24 часа 5 из 10 были еще горизонтальными, 4 слегка и 1 ясно изогнулись геотропически. Через 48 часов некоторые из них образо-

вали сильные геотропические изгибы. Прижженные корешки сильно увеличивались в длину, однако измерений приводить не стоит.

Так как пять из только что упомянутых прижженных корешков через 24 часа несколько изогнулись геотропически, то они (вместе с тремя, которые оставались еще горизонтальными) были приведены в диаметрально-противоположное положение, так что их кончики были теперь повернуты немного вверх, и к ним снова прикоснулись ляписом. Через 24 часа корешки не обнаруживали никаких признаков геотропического изгиба, в то время как восемь соответствующих контрольных экземпляров, которые также были перевернуты так, что кончики некоторых из них были обращены к зениту, все образовали геотропические изгибы, причем некоторые переместились за 24 часа на 180°, другие — на 135°, остальные же — только на 90°. Над восемью корешками, которые были прижжены дважды, наблюдения производились в течение еще одного дня (т. е. в течение 48 часов после переворачивания), и они не обнаруживали еще никаких признаков геотропизма. Тем не менее они продолжали быстро расти. Четыре были измерены через 24 часа после приведения их в новое положение, и за это время они увеличились в длину на 8 — 11 мм; другие же четыре были измерены через 48 часов после того, как были перевернуты, и увеличились на 18, 20, 23 и 28 мм.

Переходя к выводам относительно действия прижигания кончиков этих корешков, мы должны иметь в виду, во-первых, что горизонтально расположенные контрольные корешки всегда реагировали на геотропическое раздражение, становясь несколько изогнутыми вниз через 8 или 9 часов; во-вторых, что главное место изгиба находится на расстоянии от 3 до 6 мм от кончика; в-третьих, что кончик редко изменял свой цвет под влиянием ляписа более чем на 1 мм; в-четвертых, что большинство прижженных корешков оставалось горизонтальным в течение 24 часов, хотя и подвергалось на протяжении всего этого времени полному влиянию геотропизма, некоторые же оставались прямыми в течение вдвое большего промежутка времени, и что корешки, которые изгибались, были изогнуты лишь в слабой степени; в-пятых, что прижженные корешки продолжали расти почти, а иногда и совсем так же хорошо, как и неповрежденные, в той части, которая изгибается больше всего. И наконец, что прикосновение к кончику ляписом, если оно происходит с одной стороны, не только не мешает изгибу, а даже вызывает его. Принимая все эти факты во внимание, мы должны сделать вывод, что в нормальных условиях геотропический изгиб корня обусловлен влиянием, переданным из верхушки в соседнюю часть, где происходит изгиб, и что когда кончик корня прижжен, то он не способен произвести стимул, необходимый для того, чтобы вызвать геотропический изгиб.

Так как мы наблюдали, что жир весьма вреден для некоторых растений, то мы решили испытать его действие на корешках. Когда семядоли Phalaris и Avena были покрыты жиром с одной стороны, то рост этой стороны совершенно прекращался или был сильно замедлен; а так как противоположная сторона продолжала расти, то обработанные таким образом семядоли изгибались к стороне, смазанной жиром. Это же самое вещество быстро убивало нежные гипокотили и молодые листья некоторых растений. Жир, который мы применяли, представлял собою смесь ламповой сажи и прованского масла в такой консистенции, что его можно было накладывать толстым слоем. Кончики трех корешков боба были им покрыты на протяжении 3 мм, и, к нашему удивлению, эта часть увеличилась в длину за 23 часа до 7,1 мм, толстый же слой жира оказался замечательным образом вытянутым. Таким образом, он не мог сильно, или даже вообще задерживать рост конечной части корешка. Что касается геотропизма, то кончики семи горизонтально расположенных корешков были покрыты жиром на протяжении 2 мм, и через 24 часа нельзя было установить ясного

различия между их изгибом вниз и изгибом такого же количества контрольных экземпляров. Кончики 33 других корешков покрывались жиром в различных опытах на протяжении 3 мм, и их сравнивали с контрольными через 8, 24 и 48 часов. В одном случае через 24 часа наблюдалось очень небольшое различие между смазанными жиром и контрольными экземплярами, но обыкновенно различие было вполне отчетливым, причем корешки со смазанными кончиками были изогнуты вниз в значительно меньшей степени. Вся растущая часть (включая смазанные жиром кончики) шести из этих корешков была измерена, и оказалось, что за 23 часа она увеличилась с 10 мм в среднем до 17,7 мм, в то время как соответствующая часть контрольных увеличилась до 20,8 мм. Поэтому представляется вероятным, что хотя сам кончик при смазывании жиром продолжает расти, все же рост всего корешка несколько замедляется, и что геотропический изгиб верхней части, свободной от жира, в большинстве таких случаев значительно менее интенсивен.

Pisum sativum. — К кончикам пяти корешков, помещенных горизонтально над водою, два или три раза слегка прикасались сухим ляписом. В двух случаях эти кончики измерялись, и оказалось, что они почернели на протяжении всего лишь полумиллиметра. Пять других корешков были оставлены в качестве контрольных. Часть, больше всего изгибающаяся под влиянием геотропизма, находится на расстоянии нескольких миллиметров от кончика. Через 24 часа и затем через 32 часа после начала опыта четыре из прижженных корешков были еще горизонтальными, однако один, наклонившийся на 45° ниже горизонта, дал ясный геотропический изгиб. У пяти контрольных слабые геотропические изгибы наблюдались уже через 7 часов 20 минут, через 24 часа все они сильно изогнулись, образуя с горизонтом, ниже последнего, такие углы: 59° 60°, 65°, 57° и 43°. Длина корешков не измерялась ни в одной из серий, но было очевидно, что прижженные корешки дали значительный прирост.

Следующий случай доказывает, что действие ляписа само по себе не препятствует изгибу корешка. Десять корешков были помещены горизонтально под слоем влажной рыхлой торфяной земли, причем предварительно их кончики с верхней стороны были приведены в соприкосновение с сухим ляписом. Десять других корешков, расположенных таким же образом, были приведены в соприкосновение с ляписом с нижней стороны, что должно было заставить их изгибаться от прижженной стороны, следовательно, в их настоящем положении—вверх, т. е. в сторону, противоположную действию геотропизма. Наконец, десять неприжженных корешков были расположены горизонтально в качестве контрольных. Через 24 часа последние все оказались изогнутыми геотропически. Точно так же геотропически изогнулись и десять корешков с кончиками, прижженными с верхней стороны, и мы думаем, что они изогнулись вниз раньше контрольных. Десять корешков, которые были прижжены с нижней стороны, представляли совершенно иной вид: №1, правда, изогнулся отвесно вниз, однако в действительности он не представлял исключения, так как при исследовании под микроскопом не было обнаружено никаких следов окрашенного пятна на кончике, и было ясно, что по ошибке к нему не прикоснулись ляписом; № 2 образовал ясный геотропический изгиб, с наклоном около 45° ниже горизонта; у № 3 наблюдали слабый, а у №4 только едва заметный геотропический изгиб; №5 и №6 были строго горизонтальны, а остальные четыре изогнулись вверх, в сторону, противоположную действию геотропизма. В этих четырех случаях радиус изгибов вверх (по циклометру Сакса) составлял 5 мм, 10 мм, 30 мм и 70 мм. Этот изгиб ясно проявился задолго до истечения 24 часов, а именно, через 8 часов 45 минут с того момента, когда нижние стороны кончиков были приведены в соприкосновение с ляписом.

Phaseolus multiflorus. — Восемь корешков, которые служили контрольными, были расположены горизонтально, один из них во влажном рыхлом торфе, другие же во влажном воздухе. Все они (при температуре 20—21°C) через 8 часов 30 минут изогнулись явно геотропически, опустившись в среднем на 63° ниже горизонта. Здесь под влиянием геотропизма изогнулась вниз значительно бо́льшая часть корешка, чем у *Vicia faba*, а именно, при измерении от верхушки корневого чехлика, значительно больше 6 мм. Девять других корешков были расположены так же, из них три во влажном торфе, а шесть во влажном воздухе, причем в течение 4 или 5 секунд к их кончикам прикасались в поперечном направлении сухим ляписом. Позже три из этих кончиков были подвергнуты исследованию. Первый кончик изменил свою окраску на протяжении 0,68 мм, причем базальная часть длиной в 0,136 мм пожелтела, конечная же почернела. У второго изменение окраски произошло на протяжении 0,65 мм, из которых базальные 0,04 мм имели желтый цвет. У третьего окрашивание наблюдалось на протяжении 0,6 мм, из которых желтыми были базальные 0,13 мм. Следовательно, влияние ляписа распространилось менее, чем на 1 мм, и, однако, этого было почти вполне достаточно, чтобы помешать действию геотропизма, ибо через 24 часа всего один из девяти прижженных корешков образовал слабый геотропический изгиб, опустившись при этом на 10° ниже горизонта; восемь других оставались горизонтальными, хотя один был изогнут немного в сторону.

Конечная часть (10 мм длиною) шести прижженных корешков во влажном воздухе в течение 24 часов более чем удвоилась в длину, достигая теперь в среднем 20,7 мм. У контрольных экземпляров увеличение в длину за то же время было бо́льшим, ибо конечная часть их выросла в среднем с 10 мм до 26,6 мм. Так как, однако, прижженные корешки более чем удвоили свою длину за 24 часа, то очевидно, что они не были серьезно повреждены ляписом. Мы можем к этому добавить, что при изучении действия прижигания одной стороны кончика сначала применяли слишком много ляписа, и у шести горизонтально расположенных корешков был убит весь кончик (но, как мы думаем, не более чем на протяжении 1 мм); эти корешки в течение двух или трех дней продолжали расти в горизонтальном направлении.

Много опытов было проделано со смазыванием кончиков горизонтально расположенных корешков описанным раньше толстым слоем жира. У 12 смазанных таким образом на протяжении 2 мм корешков в течение первых 8 или 9 часов геотропический изгиб отсутствовал, но через 24 часа он оказался примерно столь же интенсивным, как и изгиб контрольных экземпляров. Кончики девяти корешков были смазаны на протяжении 3 мм, и через 7 часов 10 минут они были наклонены в среднем на 30° ниже горизонта, тогда как контрольные образовали в среднем угол в 54°. Через 24 часа обе серии разнились лишь немного по степени своего изгиба. Однако в нескольких других сериях через 24 часа наблюдалось довольно хорошо выраженное различие между корешками со смазанными кончиками и контрольными. Конечная часть восьми контрольных экземпляров увеличилась за 24 часа с 10 мм в среднем до 24,3 мм, тогда как средний прирост корешков со смазанными кончиками составлял к концу опыта 20,7 мм. Следовательно, жир слегка задерживал рост конечной части; однако она не была сильно повреждена, ибо несколько корешков, смазанных на протяжении 2 мм, продолжали расти в течение семи дней и были при этом только немного короче контрольных. Через семь дней эти корешки имели очень любопытный вид, ибо черный жир был вытянут в тончайшие продольные полоски, местами с пятнышками и сеточками, которые покрывали их поверхность на протяжении от 26 до 44 мм, или от 1 до 1,7 дюйма. Мы можем поэтому заключить, что жир на кончиках корешков этого вида Phaseolus иногда за-

держивает и уменьшает геотропический изгиб части, которая должна изогнуться больше всего.

Gossypium herbaceum. — Корешки этого растения изгибаются под влиянием геотропизма миллиметров на 6 по длине. К кончикам пяти корешков, расположенных горизонтально во влажном воздухе, прикоснулись ляписом; изменение окраски распространилось на расстояние от $^2/_3$ до 1 мм. Через 7 часов 45 минут и затем, через 23 часа они не обнаруживали и следов геотропической реакции. И однако конечный участок в 10 мм длиною увеличился в среднем до 15,9 мм. Шесть контрольных корешков через 7 часов 45 минут все ясно изогнулись геотропически, причем два из них были направлены вниз, а через 23 часа все были совсем или почти вертикальными.

Cucurbita ovifera. — Большое число опытов оказалось почти бесполезным по трем следующим причинам. Во-первых, кончики корешков, достигших известного возраста, проявляют лишь слабый геотропизм, если находятся во влажном воздухе; мы не имели успеха в наших опытах, пока не начали помещать прорастающие семена в торф и держать их при довольно высокой температуре. Во-вторых, гипокотили семян, которые прикалывались к крышкам сосудов, постепенно становились дугообразными, а так как семядоли были закреплены, то движение гипокотиля оказывало влияние на положение корешка и вызывало путаницу. В-третьих, кончик корешка настолько тонок, что трудно не прижечь его либо слишком сильно, либо слишком слабо. Однако обыкновенно нам удавалось преодолеть эту последнюю трудность, как показывают следующие опыты, которые приведены в качестве доказательства того, что прикосновение ляписом к одной стороне кончика не мешает верхней части корешка изгибаться. Десять корешков были помещены горизонтально во влажный рыхлый торф, и к верхней стороне их кончиков прикоснулись ляписом. Через 8 часов все они ясно изогнулись геотропически, три под прямым углом. Через 19 часов все корешки образовали сильные геотропические изгибы, большинство из них было направлено отвесно вниз. К кончикам десяти других корешков, расположенных подобным же образом, прикасались ляписом с нижней стороны. Через 8 часов три дали слабую геотропическую реакцию, однако значительно более слабую, чем наименее геотропичные из предыдущих экземпляров; четыре оставались горизонтальными, три же были изогнуты вверх, в направлении, противоположном действию геотропизма. Через 19 часов легкий геотропический изгиб трех корешков значительно усилился. Из четырех горизонтальных корешков только один обнаруживал следы геотропизма. Из трех корешков, изогнутых вверх, один сохранял этот изгиб, другие же два сделались горизонтальными.

Как уже отмечено, корешки этого растения не развиваются хорошо во влажном воздухе; однако мы приведем здесь результат одного опыта. Девять молодых корешков от 0,5 до 0,3 дюйма длиною, с прижженными и почерневшими на протяжении не более $^1/_2$ мм кончиками, вместе с восемью контрольными экземплярами были расположены горизонтально во влажном воздухе. Уже через 4 часа 10 минут все контрольные корешки оказались слегка изогнувшимися геотропически, тогда как ни один из прижженных экземпляров не обнаруживал и следов геотропизма Через 8 часов 35 минут между двумя сериями наблюдалось то же различие, но выраженное значительно более сильно. К этому времени обе группы корешков сильно увеличились в длину; однако изгибы контрольных больше не усиливались, и через 24 часа в степени изгиба обеих серий большого различия не наблюдалось.

Восемь молодых корешков приблизительно равной длины (в среднем 0,36 дюйма) были помещены в торфяную землю при температуре 75—76°F [23,8—24,4°C]. К их кончикам в поперечном направлении прикоснулись ля-

писом, и пять из них почернели на протяжении около 0,5 мм, в то время как три других изменили свою окраску только в едва заметной степени. В том же сосуде находилось 15 контрольных корешков, по большей части около 0,36 мм длиною; впрочем, некоторые из них были значительно длиннее и старше и поэтому менее чувствительны. Через 5 часов все 15 контрольных корешков оказались более или менее изогнутыми геотропически. Через 9 часов восемь из них были наклонены ниже горизонта под различными углами между 45 и 90°, остальные же семь образовали только слабые геотропические изгибы. Через 25 часов все изогнулись геотропически под прямым углом. Состояние восьми прижженных корешков через такие же промежутки времени было следующим: через 5 часов только один дал слабую геотропическую реакцию, причем его кончик лишь слабо изменил свой цвет; через 9 часов только что упомянутый корешок был изогнут геотропически под прямым углом, другие же два изогнулись в слабой степени, и это были как раз те три корешка, на которые ляпис едва подействовал; остальные пять корешков были еще строго горизонтальными. Через 24 часа 40 минут три корешка со слабо потемневшими кончиками были изогнуты под прямым углом вниз, остальные же пять не обнаруживали никакой реакции; впрочем, некоторые из них росли довольно извилисто, хотя и оставались еще в горизонтальной плоскости. Восемь прижженных корешков имели сначала в длину в среднем 0,36 дюйма, через 9 часов они увеличились в среднем до 0,79 дюйма, а через 24 часа — до необычайной средней длины в 2 дюйма. Ясного различия в длине между пятью хорошо прижженными корешками, которые оставались горизонтальными, и тремя корешками со слегка прижженными кончиками, которые резко изогнулись вниз, не наблюдалось. Через 25 часов несколько контрольных корешков были измерены, и в среднем их длина оказалась лишь немного большей, чем у прижженных, а именно — 2,19 дюйма. Мы видим, таким образом, что умерщвление крайнего кончика корешка этого растения на протяжении около 0,5 мм хотя и приостанавливает геотропический изгиб верхней части, но едва ли нарушает рост всего корешка.

В одном сосуде с 15 контрольными экземплярами, быстрый геотропический изгиб и рост которых был только что описан, находились шесть расположенных горизонтально корешков около 0,6 дюйма длиною, у которых кончики были отрезаны в поперечном направлении всего на 1 мм. Эти корешки были исследованы через 9 часов и снова через 24 часа 40 минут, и все они оставались горизонтальными. Они даже приблизительно не сделались такими извилистыми, как описанные выше корешки, подвергавшиеся прижиганию. По оценке на-глаз, корешки с отрезанными кончиками выросли за 24 часа 40 минут настолько же, как и прижженные экземпляры.

Zea mays. — Кончики нескольких корешков, расположенных горизонтально во влажном воздухе, были обсушены фильтровальной бумагой, а затем к ним прикасались, в первом опыте в течение 2 или 3 секунд, сухим ляписом. Однако этот контакт оказался слишком продолжительным, ибо кончики почернели на длину, значительно превышавшую 1 мм. Через 9 часов они не обнаружили никаких признаков геотропизма и были выброшены. Во втором опыте к кончикам трех корешков прикасались более короткое время, и они почернели на протяжении от 0,5 до 0,75 мм. Все они оставались горизонтальными в течение 4 часов, но через 8 часов 30 минут один из них, у которого кончик почернел в длину всего на 0,5 мм, имел наклон в 21° ниже горизонта. Шесть контрольных корешков все образовали слабые геотропические изгибы через 4 часа и сильные — через 8 часов 30 минут, причем главное место изгиба находилось обыкновенно в 6 или 7 мм от кончика. У прижженных экземпляров конечная растущая часть, имевшая 10 мм в длину, увеличилась

в течение 8 часов 30 минут в среднем до 13 мм и у контрольных до 14,3 мм.

В третьем опыте к кончикам пяти корешков (находившихся при температуре 70—71°F [21—21,6°C]) прикоснулись ляписом слегка и всего один раз. Позже их исследовали под микроскопом, причем оказалось, что часть, более или мене изменившая свой цвет, в среднем имела в длину 0,76 мм. Через 4 часа 10 минут ни один не был изогнут. Через 5 часов 45 минут и позже, через 23 часа 30 минут, корешки еще оставались горизонтальными, за исключением одного, наклонившегося на 20° ниже горизонта. Конечная часть, имевшая 10 мм в длину, в течение 23 часов 30 минут сильно увеличилась, а именно, в среднем до 26 мм. Четыре контрольных корешка образовали слабые геотропические изгибы через 4 часа 10 минут и ясные — через 5 часов 45 минут. Их длина увеличилась в среднем за 23 часа 30 минут с 10 мм до 31 мм. Следовательно, слабое прижигание кончика слегка задерживает рост всего корешка и очевидно приостанавливает изгиб той части, которая под влиянием геотропизма должна изгибаться больше всех и которая еще продолжает сильно увеличиваться в длину.

Заключительные замечания. — Были приведены многочисленные доводы, показывающие, что у различных растений только кончик корешка чувствителен к геотропизму и что если его подвергнуть геотропическому раздражению, то он заставляет соседние части изгибаться. Точная длина чувствительной части, повидимому, несколько изменчива и отчасти зависит от возраста корешка. Однако повреждения верхушки на протяжении от 1 мм (и несколько меньше) до 1,5 мм (около $^1/_{20}$ дюйма), по наблюдениям над несколькими видами, обыкновенно оказывалось достаточным, чтобы помешать изгибу какой-либо части корешка в течение 24 часов или даже более длительного периода. Тот факт, что только кончик является чувствительным, настолько замечателен, что мы намерены дать здесь краткий обзор описанных раньше опытов. Были отрезаны кончики у 29 горизонтально расположенных корешков *Vicia faba*, и, за немногими исключениями, они в течение 22 или 23 часов не образовали геотропических изгибов, тогда как неповрежденные корешки всегда изгибались вниз через 8 или 9 часов. Необходимо иметь в виду, что одно только отрезание кончика горизонтально расположенного корешка не предупреждает изгиба соседних частей, если кончик предварительно в течение двух или трех часов находился под влиянием геотропизма. После ампутации кончик иногда полностью восстанавливается в течение трех дней. Возможно, что он становится способным передавать раздражение в соседние части еще до полной его регенерации. Кончики шести корешков *Cucurbita ovifera* были отрезаны подобно корешкам *Vicia faba*, и эти корешки в течение 24 часов не обнаруживали никаких признаков геотропизма, между тем как контрольные экземпляры через 5 часов дали слабую геотропическую реакцию, а через 9 часов — сильную.

У растений, принадлежащих к шести родам, к кончикам корешков прикасались в поперечном направлении сухим ляписом. Причиненное таким образом повреждение редко распространялось больше, чем на 1 мм, иногда же и на меньшее расстояние, как можно было судить по слабому изменению окраски. Мы полагали, что это будет лучшим способом разрушения точки роста, чем отрезание, ибо из многих прежних опытов и из некоторых, приведенных в настоящей главе, мы знали, что прикосновение ляписом к одной стороне кончика не только не препят-

ствовало изгибу соседней части, но заставляло ее изгибаться. Во всех дальнейших опытах одновременно и в тех же условиях производились наблюдения и над корешками с неприжженными кончиками, причем почти во всех случаях они ясно изгибались вниз за половину или треть того промежутка времени, в течение которого производились наблюдения над прижженными экземплярами. У *Vicia faba* были прижжены 19 корешков, из них 12 в течение 23—24 часов оставались горизонтальными, 6 изогнулись геотропически слегка и 1 сильно. Восемь из этих корешков были позже перевернуты и снова прижжены ляписом. В течение 24 часов ни один из них не дал геотропической реакции, тогда как перевернутые контрольные экземпляры в течение того же времени сильно изогнулись вниз. У *Pisum sativum* к кончикам пяти корешков прикоснулись ляписом, и через 32 часа четыре из них были еще горизонтальными. Контрольные экземпляры образовали слабые геотропические изгибы через 7 часов 20 минут и сильные через 24 часа. К кончикам 9 других корешков этого растения прикоснулись только с нижней стороны; из них 6 в течение 24 часов оставались горизонтальными или же изгибались вверх, в направлении, противоположном действию геотропизма, 2 были слегка и 1 ясно геотропически изогнуты. У *Phaseolus multiflorus* были прижжены 15 корешков, и из них 8 в течение 24 часов оставались горизонтальными, тогда как все контрольные через 8 часов 30 минут дали ясные геотропические изгибы. Из 5 прижженных корешков *Gossypium herbaceum* 4 оставались горизонтальными в течение 23 часов и 1 образовал слабый геотропический изгиб, 6 же контрольных корешков ясно изогнулись через 7 часов 45 минут. Пять корешков *Cucurbita ovifera* оставались горизонтальными в торфяной земле в течение 25 часов, а 9 оставались в этом же положении во влажном воздухе в течение $8^1/_2$ часов, в то время как контрольные обнаружили слабую геотропическую реакцию через 4 часа 10 минут. К кончикам 10 корешков этого растения прикоснулись с их *нижних* сторон, и из них 6 через 19 часов оставались горизонтальными или были изогнуты вверх, 1 был слегка и 3 сильно изогнуты геотропически.

Наконец, кончики нескольких корешков *Vicia faba* и *Phaseolus multiflorus* были покрыты толстым слоем жира на протяжении 3 мм. Это вещество, являющееся весьма вредным для большинства растений, не убивало кончиков и не приостанавливало их роста, а только слегка уменьшало скорость роста всего корешка. Однако оно обыкновенно немного задерживало геотропический изгиб верхней части.

Эти несколько опытов не говорили бы нам ничего, если бы сам кончик был частью, которая изгибается всего сильнее. Но мы знаем, что быстрее всего растет и больше всего изгибается под влиянием геотропизма часть, отстоящая от кончика на несколько миллиметров. Мы не имеем основания предполагать, что эта часть повреждается при отмирании или повреждении кончика; установлено, что после разрушения кончика эта часть продолжает расти с такой скоростью, что длина ее в течение одного дня часто удваивается. Мы видели также, что разрушение кончика не препятствует соседней части изгибаться, если она уже получила некоторый стимул со стороны кончика. Так как у горизонтально расположенных корешков с отрезанными или разрушенными кончиками часть, которая должна была бы изогнуться всего сильнее, остается без движения в течение многих часов или дней, хотя и находится под пол-

ным влиянием геотропизма, действующего под прямым углом, то мы должны отсюда заключить, что только кончик является чувствительным к этому воздействию и передает некоторое влияние или стимул в соседние части, заставляя их изгибаться. Мы имеем прямое доказательство такой передачи; а именно, если оставить корешок в горизонтальном положении на один или полтора часа, в течение которых предполагаемое влияние должно распространиться на небольшое расстояние от кончика, и после этого отрезать верхушку корешка, то позже корешок изгибается, хотя бы он находился в вертикальном положении. Конечные части нескольких подвергнутых такой обработке корешков продолжали в течение некоторого времени расти в направлении своего вновь приобретенного изгиба, ибо после удаления кончиков геотропизм больше не оказывал на них никакого действия. Но через три или четыре дня, когда образовались новые точки роста, геотропизм снова начал действовать на корешки, и теперь они изгибались отвесно вниз. Чтобы найти что-нибудь в этом роде в царстве животных, мы должны были бы предположить, что животное, лежа на земле, решило подняться в определенном направлении, и что после того, как голова его была отрезана, некоторый импульс продолжал очень медленно распространяться по нервам к соответствующим мускулам, так что через несколько часов обезглавленное животное поднялось в первоначально намеченном направлении.

Так как кончик корешка оказался геотропически чувствительной частью у представителей таких различных семейств, как Leguminosae, Malvaceae, Cucurbitaceae и Gramineae, то мы можем заключить, что этот признак является общим для корней большинства проростков. Когда корень проникает в почву, кончик должен двигаться впереди, и легко видеть то преимущество, которое дает ему геотропическая чувствительность, так как именно он определяет путь всего корня. Когда кончик отклоняется в сторону, встречая какое-либо подземное препятствие, то преимуществом оказывается и то, что корень способен изгибаться на значительном протяжении, тем более, что сам кончик растет медленно и изгибается лишь незначительно; благодаря этому корень вскоре может снова взять прежнее надлежащее направление вниз. На первый взгляд кажется несущественным, каким образом это будет достигнуто: при помощи геотропической чувствительности всей растущей части или же посредством влияния, передаваемого исключительно из кончика. Мы должны, однако, помнить, что именно кончик чувствителен к прикосновению твердых предметов, заставляя корешок изгибаться в сторону от них и направляя его в почве по линии наименьшего сопротивления. Далее, только кончик, по крайней мере, в некоторых случаях, чувствителен к влажности и заставляет корешок изгибаться к ее источнику. Эти два вида чувствительности в течение некоторого времени преодолевают геотропическую чувствительность, которая, однако, в конце концов побеждает. Таким образом, между тремя видами чувствительности часто должен возникать антагонизм: сначала превалирует один, затем другой, и преимуществом, а может быть и необходимостью, для уравновешивания и согласования этих трех видов чувствительности является то, что все они локализованы в одной и той же группе клеток, которые должны посылать импульсы соседним частям корешка, заставляя его изгибаться к источнику раздражения или от него.

Наконец, тот факт, что один только кончик чувствителен к действию

силы тяжести, имеет важное значение для теории геотропизма. Авторы, повидимому, рассматривают обыкновенно изгиб корешка к центру земли, как прямой результат земного притяжения, которое, как полагают, видоизменяет рост верхних или нижних поверхностей таким образом, что вызывает изгиб в соответствующем направлении. Но теперь мы знаем, что воздействию подвергается только один кончик и что эта часть передает некоторое влияние в соседние части, заставляя их изгибаться вниз. Повидимому, сила тяжести действует на корешок не более непосредственно, чем на какое-либо низко организованное животное, которое движется в сторону, если чувствует какую-либо тяжесть или давление.

ГЛАВА XII

КРАТКИЙ ОБЗОР И ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Природа кругового нутационного движения. — История прорастающего семени. — Корешок первым выступает и нутирует по кругу. — Его кончик чрезвычайно чувствителен. — Выход гипокотиля или эпикотиля из почвы в форме дуги. — Их круговая нутация и круговая нутация семядолей. — Проросток развивает листоносный стебель. — Круговая нутация всех частей или органов. — Видоизмененная круговая нутация. — Эпинастия и гипонастия. — Движения лазящих растений. — Никтитропические движения. — Движения, возбуждаемые светом и силой тяжести. — Локализация чувствительности. — Сходство между движениями растений и животных. — Кончик корешка действует подобно мозгу.

Для читателя может оказаться полезным, если мы подведем вкратце итоги главным заключениям, которые, насколько мы можем судить, довольно хорошо обоснованы приведенными в этой книге наблюдениями. Все части или органы каждого растения, пока они продолжают расти, а некоторые части, снабженные подушечками, и после прекращения своего роста, непрерывно нутируют по кругу. Это движение начинается еще раньше, чем молодой проросток пробился через почву. Природа движения и его причины, насколько они выяснены, были вкратце описаны во введении. Почему у каждой части растения, пока она растет, а в некоторых случаях и после прекращения роста, клетки делаются более тургесцентными и клеточные стенки более растяжимыми сначала с одной стороны, а затем с другой, вызывая таким образом круговую нутацию, это неизвестно. Можно думать, что изменения в клетках как бы требуют периодов покоя.

В некоторых случаях, как у гипокотилей Brassica, листьев Dionaea и сочленений Gramineae, при наблюдении под микроскопом обнаруживается, что круговое нутационное движение состоит из бесчисленных небольших колебаний. Находящаяся под наблюдением часть внезапным толчком продвигается вперед на 0,002—0,001 дюйма, а затем медленно отступает на некоторую часть этого расстояния. Спустя несколько секунд она начинает двигаться толчками вперед, но с многочисленными перерывами. Отступательное движение, повидимому, обусловлено эластичностью тканей, оказывающих сопротивление. Насколько всеобщим является это колебательное движение, мы не знаем, ибо под микроскопом мы наблюдали лишь небольшое число нутирующих по кругу растений. Однако у Drosera при помощи 2-дюймового объектива, который мы применяли, нельзя было открыть такого движения. Это — замечательное явление. Целый гипокотиль капусты или целый лист Dionaea не мог бы двигаться толчками вперед, если бы очень большое число клеток на одной стороне не подвергалось воздействию в одно и то же

время. Следует ли предположить, что эти клетки непрерывно становятся все более и более тургесцентными с одной стороны, пока орган внезапно не уступит и не изогнется, вызывая то, что может быть названо микроскопически малым землетрясением в растении, или же клетки с одной стороны внезапно делаются тургесцентными с перерывами, причем каждому вызванному таким образом поступательному движению противодействует эластичность тканей?

Круговая нутация представляет явление величайшей важности в жизни каждого растения, ибо путем ее видоизменения были приобретены многие весьма полезные или необходимые движения. Когда свет действует на одну сторону растения, или свет сменяется темнотою, или когда сила тяжести действует на изменивший свое положение орган, то растение оказывается способным каким-то неизвестным способом усилить с одной стороны всегда вариирующий тургор клеток, так что обыкновенное круговое нутационное движение видоизменяется, и орган изгибается или в сторону возбуждающей причины, или прочь от нее, или же он может занять новое положение, как при так называемом сне листьев. Влияние, видоизменяющее круговую нутацию, может быть передано из одной части в другую. Внутренние или конституциональные изменения, независимо от какого-либо внешнего агента, часто модифицируют круговые нутационные движения в определенные периоды жизни растения. Так как круговая нутация имеет универсальное распространение, то мы можем понять, как у самых различных представителей системы растений могли развиться движения одного и того же рода. Не следует, однако, предполагать, что все движения растений возникли из видоизмененной круговой нутации. Как мы сейчас увидим, есть основания полагать, что это не так.

Сделав эти немногие предварительные замечания, мы вообразим себе прорастающее семя и рассмотрим, какую роль различные движения играют в жизни растения. Первым изменением является выход корешка, который тотчас же начинает нутировать по кругу. Это движение немедленно видоизменяется действием силы тяжести и становится геотропическим. Следовательно, если предположить, что семя лежит на поверхности, корешок быстро изгибается вниз, следуя, как можно было видеть на закопченных стеклянных пластинках, по более или менее спиральному пути. Чувствительность к действию силы тяжести сосредоточена в кончике, и именно кончик передает некоторое влияние в соседние части, заставляя их изгибаться. Как только кончик, защищенный корневым чехликом, достигает поверхности почвы, он проникает в нее, если она мягкая или рыхлая; этому проникновению, повидимому, способствует колебательное или круговое нутационное движение всей конечной части корешка. Если поверхность почвы плотная и проникнуть в нее нелегко, то само семя, если оно не очень тяжело, смещается или поднимается вверх вследствие непрерывного роста и удлинения корешка. Однако в естественных условиях семена часто оказываются покрытыми землею или чем-нибудь другим, или падают в трещины и т. п., приобретая таким образом точку опоры, и кончик может с большей легкостью проникать в почву. Но даже семена, лежащие свободно на поверхности, получают помощь иным образом: от верхней части корешка отходит множество чрезвычайно тонких волосков, которые плотно прикрепляются к камням или другим предметам, лежащим на поверхности, и могут прикрепляться даже к стеклу. Таким образом, верхняя часть

удерживается на месте, в то время как кончик прижимается к почве и проникает в нее. Прикрепление корневых волосков осуществляется путем разжижения внешней поверхности целлюлозных стенок и последующего отвердевания жидкого вещества. Этот любопытный процесс происходит, вероятно, не с целью прикрепления корешков к поверхностным предметам, а для того, чтобы волоски могли вступать в наиболее тесное соприкосновение с частичками почвы, что дает им возможность поглощать окружающий последние слой воды вместе с растворенными в ней веществами.

После того как кончик проник в почву на небольшую глубину, возрастание толщины корешка, а также корневые волоски надежно укрепляют его в данном месте, и теперь сила, возникающая при продольном росте корня, загоняет его кончик глубже в землю. Эта сила в соединении с силою, обусловленной поперечным ростом, сообщает корешку свойства клина. Растущий корень даже умеренной величины, такой, как у проростка боба, может сместить тяжесть в несколько фунтов. Невероятно, чтобы кончик, находящийся в плотной земле, мог действительно нутировать по кругу и таким образом способствовать своему движению вниз, однако круговое нутационное движение должно облегчать кончику проникновение в ту или иную, находящуюся в земле сбоку или наискось трещину или норку, сделанную земляным червем или личинкой. Установлено, что корни часто движутся вниз по старым норкам червей. Однако кончик в своем стремлении нутировать по кругу должен непрерывно надавливать на почву во все стороны, что, по всей вероятности, имеет величайшее значение для растения: мы видели, что когда маленькие кусочки картона и такие же кусочки очень тонкой бумаги приклеивались к противоположным сторонам кончика, то вся растущая часть корешка побуждалась изгибаться от стороны, несущей картон или более сопротивляющееся вещество, к стороне, несущей тонкую бумагу. Мы можем, следовательно, считать почти достоверным, что когда кончик натыкается в почве на камень или другое препятствие, или даже просто встречает с одной стороны более плотную землю, чем с другой, то корень изгибается, насколько может, в сторону от препятствия или от более твердой почвы и таким образом безошибочно избирает путь по линии наименьшего сопротивления.

Кончик более чувствителен к длительному соприкосновению с каким-либо предметом, чем к силе тяжести, когда она действует на корешок наискось и иногда даже в случаях, когда она действует в наиболее благоприятном направлении, под прямым углом к корешку. Кончик воспринимал раздражение от прикрепленного к нему шарика шеллака весом менее $^1/_{200}$ грана (0,33 мг); следовательно, он более чувствителен, чем наиболее нежный усик, а именно, усик *Passiflora gracilis*, который едва реагировал на кусочек проволоки весом в $^1/_{50}$ грана. Однако эта степень чувствительности ничто по сравнению с чувствительностью железок Drosera, которые возбуждаются частичками весом всего в $^1/_{78740}$ грана. Чувствительность кончика нельзя объяснить тем, что он покрыт более тонким слоем ткани, чем другие части, ибо он защищен сравнительно толстым корневым чехликом. Замечательно, что хотя корешок и изгибается в сторону, если к его кончику слегка прикоснуться сбоку ляписом, однако если при этом он прижжен сильно, то повреждение слишком велико и способность передавать в соседние части некоторое влияние, заставляющее их изгибаться, теряется. Известны и другие аналогичные случаи.

После того как корешок отклонился в сторону, встретив какое-либо препятствие, геотропизм заставляет кончик опять расти отвесно вниз. Однако геотропизм представляет собою слабую силу, и здесь, как показал Сакс, начинает играть роль другое интересное приспособительное движение. Дело в том, что на расстоянии нескольких миллиметров от кончика чувствительность корешков к длительному прикосновению такова, что они изгибаются к прикасающемуся предмету, а не от него, как это происходит в случае, когда посторонний предмет прикасается к кончику с одной его стороны. Кроме того, причиненный таким образом изгиб является резким; изгибается только часть, подвергнувшаяся надавливанию. Достаточным является даже слабое давление, такое, какое производит приклеенный с одной стороны кусочек картона. Следовательно, корешок, проходя над краем какого-либо препятствия в почве, под влиянием геотропизма будет на него надавливать, и это давление заставит корешок резко перегнуться через край. Таким образом, он с возможной для него быстротой возвращается к своему нормальному пути вниз.

Корешки чувствительны также к влажности, и если воздух содержит с одной стороны больше влаги, чем с другой, то они изгибаются к ее источнику. Поэтому вероятно, что они обладают такой же чувствительностью и к влажности почвы. В нескольких случаях было установлено, что эта чувствительность сосредоточена в кончике, который посылает импульс, заставляющий соседнюю верхнюю часть изгибаться к влажному предмету, в направлении, противоположном действию геотропизма. Мы можем поэтому заключить, что корни должны отклоняться от своего пути вниз ко всякому источнику влаги в почве.

Далее, большинство корешков или даже все они слегка чувствительны к свету и, согласно Визнеру, обыкновенно немного отклоняются от источника света. Весьма сомнительно, чтобы это приносило им какую-нибудь пользу, однако у семян, прорастающих на поверхности, чувствительность к свету должна немного содействовать геотропизму, направляя корешки к почве. * В одном случае мы установили, что такая чувствительность была локализована в кончике и заставляла соседние части изгибаться от света. Воздушные корни, над которыми производил наблюдения Визнер, все были афелиотропичны, и это несомненно для них полезно, ибо приводит их в соприкосновение со стволами деревьев или поверхностью скал, как это обычно у них наблюдается.

Мы видим, таким образом, что у проростков кончик корешка наделен различными видами чувствительности и что он заставляет соседние растущие части изгибаться к источнику раздражения или от него, в соответствии с потребностями растения. Боковые стороны корешка также чувствительны к прикосновению, однако эта чувствительность совсем иного рода. Сила тяжести является менее мощной причиной движения, чем другие указанные выше специальные стимулы; однако она действует всегда и поэтому в конце концов берет верх и определяет рост корня вниз.

От первичного корешка отходят косо вниз вторичные; в одном случае производились наблюдения над их круговой нутацией. Их кончики также чувствительны к прикосновению, и это дает им стимул

* Д-р Карл Рихтер, который уделил этому вопросу особое внимание («K. Akad. der Wissenschaften in Wien», 1879, S. 149), утверждает, что афелиотропизм не помогает корешкам проникать в почву.

к изгибу от всякого предмета, к которому они прикасаются. Таким образом, в этом отношении, насколько можно судить по нашим наблюдениям, они напоминают первичные корешки. Если изменить их положение, то, как показал Сакс, они снова принимают свое первоначальное косое направление, что, повидимому, обусловлено диагеотропизмом. От вторичных корешков отходят корешки третьего порядка, которые, однако, у боба не реагируют на действие силы тяжести и поэтому растут во всех направлениях. Таким образом, общее расположение корешков трех порядков прекрасно приспособлено для поисков пищи во всей массе почвы.

Сакс показал, что если кончик первичного корешка отрезать (а у проростков в естественных условиях кончик случайно может быть отгрызен), то один из вторичных корешков начинает расти отвесно вниз, подобно тому, как растет вверх один из боковых побегов после удаления верхушки главного побега. У корешков боба мы видели, что если первичный корешок не отрезать, а только сжать, так что излишек сока направляется во вторичные корешки, то их естественное состояние нарушается, и они растут вниз. Были приведены и другие аналогичные факты. Так как все, что нарушает внутренние особенности организма, может привести к возврату в первоначальное состояние, т. е. к восстановлению прежних признаков, то представляется вероятным, что когда вторичные корешки растут вниз или боковые побеги вверх, то они возвращаются к первоначальной форме роста, свойственной корешкам и побегам.

У семян двудольных растений, после выхода корешка, через семенные покровы пробивается гипокотиль. Однако если семядоли подземные, то наружу выходит эпикотиль. Сначала эти органы неизменно имеют дугообразную форму, так как их верхняя часть отогнута назад, параллельно нижней, и эту форму они сохраняют до тех пор, пока не поднимутся над почвой. В некоторых случаях, однако, черешки семядолей или первых настоящих листьев пробиваются через семенные покровы и через почву раньше, чем выступает какая-либо часть стебля, и тогда черешки почти неизменно изогнуты дугою. Мы встретились только с одним исключением, и то лишь частичным, а именно, у черешков двух первых листьев *Acanthus candelabrum*. У *Delphinium nudicaule* черешки двух семядолей совершенно сливаются и пробиваются через почву, имея форму дуги. Позже появляющиеся черешки последовательно образующихся первых листьев также дугообразно изогнуты, и это дает им возможность пробиваться через основную часть слившихся черешков семядолей. У зрелых растений цветоносные стебли и листья немногих видов, а также стержни некоторых папоротников, пробиваясь из почвы, точно так же изогнуты дугою.

Тот факт, что столь разнообразные органы у растений многих видов пробиваются через почву в форме дуги, показывает, что это каким-то образом должно иметь для них большое значение. Согласно Габерландту, нежная растущая верхушка защищается таким образом от механических повреждений, и, вероятно, это объяснение правильно. Но так как оба колена дуги растут, то их способность пробиваться через почву должна быть значительно увеличена до тех пор, пока кончик остается внутри семенных покровов и имеет точку опоры. У однодольных, насколько мы знаем, перышко или семядоля редко бывают изогнуты дугою, однако это наблюдается у листообразной семядоли лука, причем верхушка дуги укрепляется здесь специальным выступом. У Gramineae

верхушка прямой влагалищеобразной семядоли развита в твердый острый гребень, который, очевидно, служит для пробивания почвы. У двудольных изгиб эпикотиля или гипокотиля дугою часто представляется только результатом опеределенного расположения частей внутри семени. Можно сомневаться, однако, всегда ли это соответствует действительности; в нескольких случаях, когда начало образования дуги можно было наблюдать уже после того, как части проростка окончательно освобождались от семенных покровов, это было наверное не так. Так как дугообразный изгиб появляется независимо от того, в каком положении находятся семена, то, несомненно, он обусловлен временным усилением роста по типу эпинастии или гипонастии вдоль одной стороны органа.

Так как это свойство гипокотиля изгибаться дугою является, повидимому универсальным, то, вероятно, оно возникло очень давно. Неудивительно поэтому, что оно, по крайней мере в известной степени, унаследовано и растениями с подземными семядолями, у которых гипокотиль развит лишь незначительно и никогда не выходит на поверхность, так что изгиб его дугою для них теперь, конечно, совершенно бесполезен. Как мы видели, эта тенденция объясняет изгиб гипокотиля (и последующее движение корешка), который впервые наблюдал Сакс и на который нам часто приходилось ссылаться, как на изгиб Сакса.

Различные упоминавшиеся прежде дугообразные органы непрерывно нутируют или же стремятся нутировать по кругу даже раньше, чем они пробьются через почву. Лишь только какая-либо часть дуги выступит из семенных покровов, как на нее начинает оказывать действие апогеотропизм, и оба колена изгибаются вверх так быстро, как только позволяет им окружающая земля, пока дуга не примет вертикального положения. Благодаря непрерывному росту она при этом с силою пробивается через почву, и так как она все время стремится нутировать по кругу, то это движение до некоторой степени должно способствовать ее выходу на поверхность, ибо мы знаем, что нутирующий по кругу гипокотиль может оттеснять во все стороны окружающий его влажный песок. Как только самый слабый луч света достигнет до проростка, гелиотропизм начинает руководить его движением, направляя его через различные щели в почве или через перепутанную над ним массу растительности. Апогеотропизм сам по себе способен лишь слепо вести проросток вверх. Отсюда, вероятно, проистекает то обстоятельство, что чувствительность к свету локализована в верхушке семядолей Gramineae и в верхней части гипокотилей, по крайней мере у некоторых растений.

Так как дуга растет вверх, то она извлекает из почвы семядоли. Семенные покровы или остаются в земле, или же сохраняются еще на некоторое время, заключая в себе семядоли. Позже они сбрасываются просто вследствие увеличения объема семядолей. Но у большинства Cucurbitaceae имеется любопытное специальное приспособление для разрыва семенных покровов, пока они находятся в почве, а именно, утолщение при основании гипокотиля, отходящее под прямым углом и прижимающее вниз нижнюю половину семенных покровов, тогда как верхняя вследствие роста дугообразной части поднимается вверх; таким образом, семенная кожура раскалывается на две половинки. Несколько сходное строение наблюдается у *Mimosa pudica* и у некоторых других растений. Еще раньше, чем семядоли полностью раскроются и разойдутся, сам гипокотиль обыкновенно выпрямляется вследствие

усиленного роста вдоль вогнутой стороны, представляющего собою, таким образом, процесс, обратный тому, который вызвал изгиб. В конце концов, не остается и следа прежнего изгиба. Исключение представляют только листовидные семядоли лука.

Далее, семядоли могут выполнять функцию листьев и разлагать угольную кислоту. Они отдают также другим частям растения питательные вещества, которые они часто содержат. Если они содержат большой запас питательных веществ, то обыкновенно остаются в почве благодаря малому развитию гипокотиля. Таким образом, они имеют больше шансов избежать уничтожения животными. По каким-то неизвестным причинам питательные вещества откладываются иногда в гипокотиле или корешке, и тогда одна из семядолей или обе становятся рудиментарными, чему было приведено несколько примеров. Вероятно, необычный способ прорастания *Megarrhiza Californica*, *Ipomoea leptophylla* и *pandurata* и *Quercus virens* связан с образованием в почве клубневидных корней, которые в раннем возрасте наполняются питательными веществами. У этих растений первыми выходят из семян черешки, несущие при этом на своих кончиках крошечный корешок и гипокотиль. Эти черешки изгибаются геотропически вниз подобно корню и проникают в почву, так что настоящий корень, который позже сильно утолщается, оказывается зарытым на некоторой небольшой глубине ниже поверхности. Постепенные переходы в строении всегда представляют интерес, и Аза Грей сообщает нам, что у *Ipomoea Jalappa*, которая точно так же образует огромные клубни, гипокотиль имеет еще значительную длину, черешки же семядолей удлинены лишь немного. Однако, кроме преимуществ, которые представляет сохранение отложенных в клубнях питательных веществ, следует отметить также и то, что верхушечная почка, по крайней мере у Megarrhiza, находясь в земле, защищена от зимних морозов.

У проростков многих двудольных, как это недавно было описано де Фризом, гипокотиль, благодаря сокращению паренхимы верхней части корешка, втягивается в землю, причем (по некоторым указаниям) иногда оказываются зарытыми даже семядоли. У некоторых видов таким же образом сокращается и сам гипокотиль. Полагают, что этот процесс зарывания в землю служит для защиты проростков от зимних морозов.

Наш воображаемый проросток, как таковой, теперь достиг уже зрелости, ибо его гипокотиль выпрямился и семядоли вполне раскрылись. В этом состоянии верхняя часть гипокотиля и семядоли в течение некоторого времени продолжают нутировать по кругу, обыкновенно с большим размахом — по сравнению с размерами частей — и с большою скоростью. Однако проростки получают выгоду от этой способности к движению лишь в том случае, если она видоизменена, особенно под влиянием света и силы тяжести, так как тогда она дает им возможность двигаться быстрее и сильнее, чем это могут делать более взрослые растения. Проростки вынуждены вести суровую борьбу за существование, и, повидимому, для них весьма важно возможно быстрее и возможно совершеннее приспособиться к окружающим условиям. Отсюда легко понять также, почему они так необычайно чувствительны к свету и к силе тяжести. Семядоли некоторых видов чувствительны и к прикосновению, однако это является, вероятно, только косвенным результатом других ранее упомянутых видов чувствительности, ибо нет основания полагать, чтобы движения под влиянием прикосновения приносили им какую-либо пользу.

Теперь наш проросток выпускает облиственный и часто разветвленный стебель, причем все эти части, пока они молоды, непрерывно нутируют по кругу. Если мы посмотрим, например, на большое дерево акации, то мы можем быть уверенными, что каждый из бесчисленных растущих ее побегов постоянно описывает небольшие эллипсы и что то же самое происходит и с каждым черешком, черешочком и листочком. Последние, так же как и обыкновенные листья, обыкновенно движутся вверх и вниз приблизительно в одной и той же вертикальной плоскости, описывая при этом очень узкие эллипсы. Цветоножки точно так же непрерывно нутируют по кругу. Если бы мы могли взглянуть под землю и наши глаза имели бы силу микроскопа, то мы увидели бы, что кончик каждого корешка пытается описать небольшие эллипсы или круги, насколько это ему позволяет давление окружающей земли. Все эти поразительные по своему количеству движения продолжаются год за годом с того времени, когда дерево впервые показалось из земли, как проросток.

Стебли иногда развиваются в виде длинных ползучих побегов, или столонов, которые заметно нутируют по кругу, и это помогает им находить путь среди окружающих их препятствий или проходить над ними. Сомнительно, однако, чтобы круговое нутационное движение было усилено специально для этой цели.

Теперь мы должны рассмотреть круговую нутацию в ее видоизмененной форме, как источник нескольких больших групп движения. Видоизменение может определяться внутренними причинами или же внешними факторами. К первой группе мы можем отнести движения листьев, которые, только что распустившись, стоят вертикально, а затем постепенно, по мере своего роста, опускаются вниз. Мы видим, как одни цветоножки, после того как цветок увял, нагибаются вниз, другие же поднимаются вверх, или как верхушки стеблей сначала наклоняются вниз, так что принимают форму крючка, а позже выпрямляются, и много других подобных случаев. Эти перемены положения, которые обусловлены эпинастией или гипонастией, происходят в определенные периоды жизни растения и не зависят от какого-либо внешнего фактора. Они осуществляются не путем непрерывного движения вверх или вниз, а путем последовательно описываемых небольших эллипсов или зигзагообразных линий, т. е. посредством кругового нутационного движения, происходящего преимущественно в каком-либо одном направлении.

Далее, лазящие растения, пока они молоды, нутируют по кругу обычным образом, однако, как только их стебель вырастает до определенной высоты, неодинаковой для различных видов, то он быстро удлиняется, и вместе с тем амплитуда кругового нутационного движения неизмеримо возрастает, очевидно, чтобы помочь стеблю ухватиться за подпорку. Стебель здесь нутирует по кругу также значительно более равномерно во все стороны, чем у нелазящих растений. Особенно это заметно у тех усиков, которые представляют собою видоизмененные листья, так как они описывают широкие круги, между тем как обыкновенные листья обычно нутируют приблизительно в одной и той же вертикальной плоскости. У цветоножек, превратившихся в усики, круговое нутационное движение точно так же значительно усиливается.

Теперь мы переходим к нашей второй группе круговых нутационных движений, видоизмененных под влиянием внешних факторов. Так называемые движения сна, или никтитропические движения, листьев

определяются суточным чередованием света и темноты. Не темнота заставляет их двигаться, а различие в количестве света, которое они получают в течение дня и ночи: у некоторых видов листья не спят ночью, если они не были ярко освещены в течение дня. Однако они наследуют некоторую тенденцию к движению в соответствующие периоды, независимо от какого-либо изменения количества света. В некоторых случаях движения отличаются необыкновенной сложностью, но так как в главе, посвященной этому предмету, была дана полная сводка соответствующих данных, то мы скажем здесь об этом лишь немного. Листья и семядоли принимают свое ночное положение двумя способами, либо при помощи подушечек, либо без их помощи. В первом случае движение продолжается все время, пока лист или семядоля остаются вполне здоровыми, тогда как в последнем случае оно продолжается лишь до тех пор, пока орган растет. Семядоли спят, повидимому, у относительно большего числа видов, чем листья. У некоторых видов листья спят, а семядоли не спят, у других же спят семядоли и не спят листья или же могут спать и те и другие, но они принимают ночью весьма различные положения.

Хотя никтитропические движения листьев и семядолей удивительно разнообразны и иногда сильно различаются у видов одного и того же рода, все же пластинка всегда принимает ночью такое положение, чтобы ее верхняя поверхность как можно меньше подвергалась лучеиспусканию. Мы не можем сомневаться, что такова цель этих движений, и было доказано, что выставленные под открытое небо листья, пластинки которых были закреплены в горизонтальном положении, страдали от холода гораздо больше, чем другие, имевшие возможность принимать свойственное им вертикальное положение. В соответствующем отделе было приведено несколько любопытных фактов, показывающих, что горизонтально расположенные листья ночью больше страдали, когда воздуху, не охлажденному лучеиспусканием, препятствовали свободно циркулировать под их нижними поверхностями. То же самое наблюдалось, когда листьям давали возможность засыпать на неподвижно укрепленных ветвях. У некоторых видов черешки ночью сильно поднимаются вверх, и доли перистосложных листьев смыкаются друг с другом. Все растение становится таким образом более компактным, и значительно меньшая поверхность его подвергается лучеиспусканию.

Что различные никтитропические движения листьев являются результатом видоизменений круговой нутации, это, как нам кажется, было ясно показано. В наиболее простых случаях лист описывает в течение 24 часов один большой эллипс, и движение происходит таким образом, что в течение ночи пластинка стоит вертикально, а на следующее утро снова принимает свое исходное положение. Пройденный путь отличается от обыкновенной круговой нутации только своей большей амплитудой и большей скоростью поздно вечером и рано утром на следующий день. Если не допустить, что это движение представляет собою круговую нутацию, то придется признать, что такие листья вовсе не нутируют по кругу, а это было бы чудовищной аномалией. В других случаях листья и семядоли описывают в течение 24 часов несколько вертикальных эллипсов, причем вечером один из них сильно увеличивается по своей амплитуде, пока пластинка не расположится вертикально либо вверх, либо вниз. В этом положении она продолжает нутировать по кругу до следующего утра, когда она снова принимает свое прежнее положение. Если имеется подушечка, то эти движения часто

усложняются вращением листа или листочка. В слабой степени такое вращение наблюдается и при обыкновенной круговой нутации. Достаточно сравнить многочисленные диаграммы, представляющие движения спящих и не спящих листьев и семядолей, чтобы увидеть, что в сущности они сходны. Обыкновенная круговая нутация превращается в никтитропическое движение, во-первых, путем увеличения ее амплитуды, однако не столь значительного как у лазящих растений, и во-вторых, путем сообщения ей периодичности в связи с чередованием дня и ночи. Нередко, однако, наблюдаются ясные следы периодичности и в круговых нутационных движениях неспящих листьев и семядолей. Тот факт, что никтитропические движения происходят у видов, относящихся ко многим семействам всей системы сосудистых растений, становится понятным, если эти движения представляют собою результат видоизменения универсально распространенного движения — круговой нутации. Объяснить этот факт иначе невозможно.

В седьмой главе мы привели пример одного вида Porlieria, листочки которой оставались закрытыми целый день, когда растение не поливали. Повидимому, это имело целью уменьшение транспирации. Нечто подобное наблюдается у некоторых Gramineae. В заключении той же главы было приведено несколько наблюдений, относящихся к тому, что можно назвать эмбриологией листьев. Листья, развившиеся на молодых побегах обрезанных растений *Melilotus taurica*, спали подобно листьям Trifolium, тогда как листья на более старых веточках тех же растений спали совсем иначе, так, как свойственно этому роду. Из указанных там же соображений мы пытались рассматривать этот случай, как пример возврата к более ранней никтитропической повадке. Далее, у *Desmodium gyrans* отсутствие маленьких боковых листочков на очень молодых растениях точно так же заставляет нас подозревать, что прямой родоначальник этого вида не имел боковых листочков и что их появление в почти рудиментарном состоянии в несколько более зрелом возрасте является результатом возврата к предшественнику с листьями о трех листочках. Как бы там ни было, быстрые круговые нутационные или вращательные движения маленьких боковых листочков, повидимому, теснейшим образом связаны с подушечкой, т. е. органом движения, который в процессе последовательных изменений, пройденных видом, подвергся уменьшению далеко не в такой степени, как листовая пластинка.

Теперь мы приходим к весьма важной группе движений, обусловленных действием бокового света. Когда стебли, листья или другие органы расположены так, что с одной стороны они освещены более ярко, чем с другой, то они изгибаются к свету. Это гелиотропическое движение, очевидно, является результатом видоизменения обыкновенной круговой нутации, причем можно проследить все переходы между этими двумя движениями. Если свет был тускл и только чуть-чуть ярче с одной стороны, чем с другой, то движение представляло собою ряд эллипсов, направленных к свету, причем каждый следующий эллипс описывался ближе к источнику света, чем предыдущий. Когда разница в свете с двух сторон была несколько больше, то эллипсы вытягивались в резко выраженную зигзагообразную линию, а когда разница была гораздо больше, то движение становилось прямолинейным. Мы имеем основание думать, что изменения тургора клеток являются ближайшей причиной движения круговой нутации; и когда растение неодинаково освещено с двух сторон, то непрерывно меняющийся тур-

гор увеличивается вдоль одной стороны и ослабевает или совсем исчезает вдоль других сторон. За усилением тургора обыкновенно идет усиленный рост, так что растение, которое изогнулось к свету в течение дня, оставалось бы в этом положении, если бы не действие апогеотропизма в течение ночи. Однако и части, снабженные подушечкой, изгибаются, как показал Пфеффер, к свету, причем здесь рост принимает участие не в большей степени, чем в обыкновенных круговых нутационных движениях подушечек.

Гелиотропизм широко распространен в растительном царстве; однако когда из-за изменения образа жизни какого-либо растения такие движения становятся вредными или бесполезными, то соответствующая тенденция легко устраняется, как мы видим это у лазящих и насекомоядных растений.

Афелиотропические движения в хорошо выраженной форме являются сравнительно редкими. Исключение составляют воздушные корни. В двух исследованных нами случаях это движение, несомненно, представляло собою видоизмененную круговую нутацию.

Положение, которое листья и семядоли занимают в течение дня, а именно, более или менее поперек лучей света, обусловлено, согласно Франку, тем, что мы называем диагелиотропизмом. Так как все листья и семядоли непрерывно нутируют по кругу, то едва ли можно сомневаться в том, что диагелиотропизм представляет собою видоизмененную круговую нутацию. Из того, что листья и семядоли вечером часто немного поднимаются, следует, что диагелиотропизм как бы побеждает в течение середины дня широко распространенную тенденцию к апогеотропизму.

Наконец, известно, что для листочков и семядолей некоторых растений избыток света оказывается вредным, и когда солнце светит на них ярко, то они движутся вверх, или вниз, или поворачиваются в сторону, так что направленными к свету оказываются их края, и таким образом они избегают повреждения. В одном случае эти парагелиотропические движения несомненно представляли собою видоизмененную круговую нутацию, и, вероятно, то же самое имеет место во всех случаях, ибо листья всех описанных видов заметно нутируют по кругу. Это движение до сих пор наблюдали только у листьев, снабженных подушечками, у которых увеличение тургора на противоположных сторонах не сопровождается ростом. И мы можем понять, почему это должно быть так: ведь движение здесь требуется только для временной цели. Очевидно, для листа было бы невыгодно, если бы рост закреплял его в наклонном положении, ибо как только солнце перестанет светить слишком ярко, он должен возможно скорее принять свое прежнее горизонтальное положение.

Необычайная чувствительность некоторых проростков к свету, как показано нами в девятой главе, весьма замечательна. Семядоли Phalaris изгибались к находившейся на большом расстоянии лампе, которая посылала так мало света, что карандаш, который держали вертикально вблизи растений, не отбрасывал на белый картон никакой заметной для глаза тени. Следовательно, эти семядоли реагировали на такую разницу в количестве света с их двух сторон, которую глаз не мог различить. Степень их изгиба к боковому источнику света за данный промежуток времени далеко не соответствовала точно количеству света, которое они получали: свет ни разу не был при этом в избытке. Приблизительно в течение получаса они продолжали изгибаться к бо-

ковому свету и после того, как он был потушен. Семядоли изгибаются к нему с замечательною точностью, и это зависит от освещения целиком одной стороны или от затемнения всей противоположной. Разница в количестве света, которое растения получают в некоторый промежуток времени по сравнению с тем, что они получали незадолго перед этим, является, повидимому, во всех случаях главной возбуждающей причиной тех движений, на которые влияет свет. Так, проростки, вынесенные из темноты, изгибаются к тусклому боковому свету скорее, чем другие, находившиеся предварительно на дневном свету. Мы видели несколько аналогичных примеров, относящихся к никтитропическим движениям листьев. Удивительный случай наблюдался при исследовании периодических движений семядолей Cassia. Утром горшок был помещен в темную часть комнаты, и все семядоли поднялись вверх в сомкнутом состоянии. Другой горшок стоял на солнечном свету, и семядоли, конечно, оставались раскрытыми. Оба горшка были затем поставлены рядом посередине комнаты, и семядоли, находившиеся раньше на солнце, немедленно начали закрываться, тогда как другие в то же время раскрывались. Таким образом, семядоли в этих горшках двигались в прямо противоположных направлениях, хотя находились при совершенно одинаковом освещении.

Мы нашли, что если проростки, находящиеся в темном месте, освещать сбоку небольшой восковой свечкой в течение двух или трех минут через интервалы длительностью около трех четвертей часа, то все они изгибаются к точке, где находилась свечка. Мы были сильно удивлены этим фактом и, пока не прочли наблюдений Визнера, относили его за счет последействия света. Однако Визнер показал, что одинаковой силы изгиб может быть вызван у растения в течение одного часа как путем прерывистого освещения различной силы общей продолжительностью в 20 минут, так и непрерывным освещением в течение 60 минут. Мы полагаем, что этот случай, так же как и наш собственный, можно объяснить возбуждением от света, обусловленным не столько действительным количеством последнего, сколько разницей в количестве по сравнению с полученным прежде. В нашем опыте были повторные чередования полной темноты и света. В этом отношении, как и в нескольких других, указанных выше, свет, повидимому, действует на ткани растений почти так же, как и на нервную систему животных.

Значительно более удивительную аналогию того же рода представляет локализация чувствительности к свету в кончиках семядолей Phalaris и Avena и в верхней части гипокотилей Brassica и Beta, а также передача от этих верхних частей к нижним некоторого влияния, заставляющего их изгибаться к свету. Это влияние передается также под землю, на глубину, куда свет не проникает. Эта локализация является причиной того, что нижние части семядолей Phalaris и т. д., которые нормально изгибаются к боковому свету сильнее, чем верхние, могут быть ярко освещены в течение многих часов и все же не дадут ни малейшего изгиба, если только верхушка совершенно затемнена. Большой интерес представляет опыт, в котором на верхушки семядолей Phalaris насаживаются колпачки, и очень слабому свету дают возможность проникать через крошечные отверстия с одной стороны колпачков. При этом нижняя часть семядолей изгибается в сторону отверстия, а не в ту, которая все время была ярко освещена. У корешков *Sinapis alba* чувствительность к свету также локализована в кончике, который

при боковом освещении заставляет соседнюю часть корня изгибаться афелиотропически.

Сила тяжести побуждает растения изгибаться либо от центра земли, либо в обратном направлении, либо принимать по отношению к ней поперечное положение. Хотя видоизменять каким-либо прямым способом величину силы тяжести невозможно, все же ее влияние может быть умерено косвенно несколькими путями, описанными в десятой главе. И в этих условиях при помощи доказательств того же рода, что и приведенные в главе о гелиотропизме, было показано самым ясным образом, что апогеотропические, геотропические и, вероятно, и диагеотропические движения все представляют собою видоизмененную форму круговой нутации.

Различные части одного и того же растения реагируют на действие силы тяжести в весьма различной степени и различным образом. Некоторые растения и органы едва обнаруживают лишь следы геотропической реакции. Молодые проростки, которые, как мы знаем, быстро нутируют по кругу, необычайно чувствительны. Мы видели, как гипокотиль Beta изогнулся вверх на 109° за 3 часа 8 минут. Апогеотропическое последействие длится в течение более получаса, и благодаря ему горизонтально расположенные гипокотили иногда на время переходят за пределы вертикального положения. Выгоды, извлекаемые из геотропизма, апогеотропизма и диагеотропизма, обыкновенно настолько очевидны, что указывать на них нет надобности. У Oxalis цветоножки под влиянием эпинастии изгибаются вниз, так что созревающие коробочки могут иметь защиту от дождя со стороны чашечки. Позже под влиянием апогеотропизма вместе с гипонастией они поднимаются вверх и получают таким образом возможность разбрасывать свои семена на более обширном пространстве. Коробочки и цветочные головки некоторых растений под влиянием геотропизма нагибаются вниз и затем зарываются в землю для защиты и медленного созревания семян. Этот процесс зарывания сильно облегчается колебательным движением, обусловленным круговой нутацией.

У корешков некоторых, вероятно даже всех проростков, чувствительность к силе тяжести ограничивается кончиком, который передает раздражение в соседнюю верхнюю часть, заставляя ее изгибаться к центру земли. Что передача такого рода существует, было доказано интересным способом, а именно — горизонтально расположенные корешки боба находились под воздействием силы тяжести в течение 1 или $1^1/_2$ часов, а затем их кончики были отрезаны. В течение этого времени не было обнаружено и следа изгиба. Затем корешки были приведены в вертикальное положение. Однако раздражение было уже передано из кончика в соседнюю часть, ибо вскоре она изогнулась в одну сторону точно так же, как если бы корешок оставался горизонтальным и на него продолжал действовать геотропизм. Обезглавленные корешки продолжали расти в горизонтальном направлении в течение двух или трех дней, пока не образовался новый кончик, который затем начинал воспринимать влияние геотропизма, и корешок изгибался отвесно вниз.

Итак, было показано, что нижеследующие важные группы движений все происходят из видоизмененной круговой нутации, которая является общераспространенной, пока продолжается рост, а также и после окончания роста во всех тех случаях, когда имеются подушечки. Сюда относятся движения, обусловленные эпинастией и гипонастией,

движения, свойственные лазящим растениям и называемые обыкновенно вращательной нутацией, никтитропические движения, или движения сна, листьев и семядолей, а также две обширные группы движений, возбуждаемых светом и силой тяжести. Когда мы говорим о видоизмененной круговой нутации, то мы имеем в виду, что свет или чередование света и темноты, сила тяжести, слабое давление или другие раздражения, и определенные внутренние, или конституциональные, состояния растения не возбуждают движение непосредственно; они только ведут к временному увеличению или уменьшению тех самопроизвольных изменений тургора клеток, которые уже происходят. Каким образом свет, сила тяжести и пр. действуют на клетки, — неизвестно: здесь мы хотим ограничиться замечанием, что если какой-либо возбудитель действует на клетки таким образом, что возбуждает у части, находившейся под его воздействием, некоторую незначительную тенденцию образовать полезный для растения изгиб, то эта тенденция легко может быть усилена путем сохранения более чувствительных индивидуумов. Но если бы такой изгиб оказался вредным, то эта тенденция, если только она не является непреодолимо сильной, должна быть устранена, ибо мы знаем, насколько постоянно варьируют все признаки организмов. Мы не видим также никаких оснований сомневаться в том, что после полного устранения тенденции изгибаться под влиянием определенного возбудителя в каком-либо одном направлении, постепенно, путем естественного отбора, может быть приобретена способность изгибаться в прямо противоположном направлении.*

Хотя путем видоизменения круговой нутации возникло так много движений, существуют другие движения, которые, повидимому, имеют совершенно независимый источник возникновения; однако они не образуют таких больших и важных групп. Если прикоснуться к листу мимозы, то он внезапно принимает то же положение, что и во время сна; однако Брюкке показал, что это движение является результатом иного состояния тургора в клетках, чем то, которое имеет место во время сна; а так как движения сна, несомненно, представляют собою видоизмененную круговую нутацию, то едва ли то же самое можно сказать о движениях, вызванных прикосновением. Дорзальная сторона листа *Drosera rotundifolia* была приклеена к верхушке палочки, воткнутой в землю, так что он совершенно не мог двигаться, и над одним из его щупальцев в течение многих часов производились наблюдения под микроскопом. Щупальце не обнаруживало никакого кругового нутационного движения и все же, когда к нему на мгновение прикоснулись кусочком сырого мяса, то его базальная часть через 23 секунды начала изгибаться. Следовательно, этот изгиб не мог возникнуть в результате видоизменения круговой нутации. Но когда небольшой предмет, такой, как отрезок щетинки, наносили с одной стороны на кончик корешка, который, как мы знаем, непрерывно нутирует по кругу, то вызванный им изгиб был так похож на геотропическое движение, что едва ли можно было сомневаться в том, что он представляет собою видоизмененную круговую нутацию. Цветок одного вида Mahonia был приклеен к палке, и его тычинки не обнаруживали под микроскопом никаких признаков круговой нутации. Однако, когда к ним слегка прикасались, они вне-

* См. замечания Франка в «Die wagerechte Richtung von Pflanzentheilen» (1870, S. 90, 91, etc.) о естественном отборе в связи с геотропизмом, гелиотропизмом и т. д.

запно двигались к пестику. Наконец, закручивание конца усика, вызванное прикосновением, является, повидимому, независимым от его вращательного или кругового нутационного движения. Лучше всего это обнаруживается в том, что часть, которая наиболее чувствительна к прикосновению, нутирует по кругу значительно меньше, чем ниже лежащие части, или, повидимому, даже совсем не нутирует.*

Хотя в этих случаях мы не имеем никакого основания полагать, что движение зависит от видоизмененной круговой нутации, как в некоторых группах движений, описанных в этой книге, все же различие между этими двумя группами случаев не может быть таким большим, как кажется на первый взгляд. В одной из них раздражитель вызывает увеличение или уменьшение тургора клеток, которые уже находятся в состоянии изменения, в другой — раздражитель впервые возбуждает подобное изменение в состоянии их тургора. Почему прикосновение, слабое давление или какой-либо иной раздражитель, например электричество, теплота или поглощение животного вещества, должны изменять тургор подвергшихся воздействию клеток, и притом так, что вызывают движение, мы не знаем. Однако прикосновение оказывает подобное действие так часто и на такие различные растения, что эта тенденция, повидимому, является общераспространенной, и если она полезна, то может быть усилена в любой степени. В других случаях прикосновение производит совсем иной эффект, например у Nitella, у которой можно видеть, как протоплазма отходит от стенок клетки, или у Lactuca, у которой выступает млечный сок, или у усиков некоторых Vitaceae, Cucurbitaceae и Bignoniaceae, у которых слабое давление приводит к образованию клеточного выроста.

Наконец, нельзя не изумляться сходству между описанными выше движениями растений и многими действиями, производимыми бессознательно низшими животными.** Для растений достаточным является удивительно малый стимул. Даже среди родственных растений одно может быть весьма чувствительно к самому легкому непрерывному давлению, а другое — к слабому мгновенному прикосновению. Стремление двигаться в определенные периоды наследственно и у растений, и у животных. Были установлены и некоторые другие пункты сходства. Однако наиболее удивительное сходство заключается в локализации их чувствительности и в передаче влияния из возбужденной части в другую, которая вслед за тем движется. Конечно, растения все же не обладают нервами или центральной нервной системой, и отсюда мы можем заключить, что у животных такие структуры служат только для более совершенной передачи впечатлений и для более полной взаимосвязи различных частей.

Мы полагаем, что у растений не существует образования более удивительного, чем кончик корешка, если иметь в виду его функции. Если кончик слегка прижать, прижечь или надрезать, то он передает некоторое влияние в выше лежащую соседнюю часть, заставляя ее из-

* Доказательства этого см. в «Движениях и повадках лазящих растений» [см. этот том, стр. 134, 135].

** Сакс делает замечание приблизительно в том же смысле: «Dass sich die lebende Pflanzensubstanz derart innerlich differenzirt, dass einzelne Theile mit specifischen Energien ausgerüstet sind, ähnlich, wie die verschiedenen Sinnesnerven der Thiere» [«живое растительное вещество имеет такую внутреннюю дифференцировку, что отдельным частям свойственна специфическая энергия, как различным чувствительным нервам животных»]. («Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg», Bd. II, 1879, S. 282).

гибаться в сторону, противоположную той, которая подверглась воздействию. Но что еще более поразительно, кончик может различать немного более твердый предмет от более мягкого, если они одновременно надавливают на него с двух сторон. Если, однако, на корешок надавливает такой же предмет немного выше кончика, то часть, испытывающая давление, не передает никакого стимула в более отдаленные части, но резко изгибается к этому предмету. Если кончик ощущает, что воздух более влажен с одной стороны, чем с другой, то он точно так же передает некоторый стимул в соседнюю верхнюю часть, которая изгибается к источнику влаги. Когда кончик возбуждается светом (хотя в отношении корешков это было установлено лишь в одном случае), то соседняя часть изгибается от света. Но под действием силы тяжести та же самая часть изгибается к центру земли Почти в каждом отдельном случае мы можем ясно понять конечную цель или выгоду этих различных движений. Часто на кончик одновременно действуют две или даже больше раздражающих причины, и одна из них побеждает другую, несомненно, в соответствии с ее значением для жизни растения. Путь, проходимый корешком при его проникновении в почву, должен определяться кончиком. Поэтому-то он и приобрел такие различные виды чувствительности. Едва ли будет преувеличением сказать, что кончик корешка, наделенный способностью направлять движения соседних частей, действует подобно мозгу одного из низших животных, находящемуся в переднем конце тела, воспринимающему впечатления от органов чувств и дающему направление различным движениям. [75]

ЧАРЛЗ ДАРВИН

СТАТЬИ О ДВИЖЕНИЯХ РАСТЕНИЙ

(1881)



ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ*

В письме из Санта Катарина, Бразилия, датированном 9 января, Фриц Мюллер сообщил мне несколько замечательных фактов, относящихся к движениям растений. Он наблюдал удивительные случаи, когда у родственных растений листья принимали ночью вертикальное положение при помощи весьма различных движений. Это обстоятельство представляет интерес, ибо является подтверждением вывода, к которому пришли мой сын Френсис и я, а именно, что листья засыпают, чтобы избежать полного действия лучеиспускания. В обширном семействе Gramineae только в одном роде, а именно Strephium, известны виды, которые спят, причем они поднимают свои листья вертикально вверх; но Фриц Мюллер нашел,что у одного вида из рода Olyra, который в «Genera Plantarum» Эндлихера непосредственно предшествует роду Strephium, листья ночью опускаются вертикально вниз.

Два вида Phyllanthus (Euphorbiaceae) растут возле дома Фрица Мюллера как сорные растения. У одного из них, имеющего приподнятые веточки, листья изгибаются таким образом, что ночью они направлены вертикально вверх. У другого вида, с горизонтальными веточками, листья опускаются ночью отвесно вниз, поворачиваясь около своих осей так же, как это наблюдается у листьев рода Cassia из семейства бобовых. Благодаря этому вращательному движению, соединенному с опусканием, верхние поверхности супротивных листочков приходят в соприкосновение, свисая ниже главного черешка; таким образом, они оказываются превосходно защищенными от лучеиспускания по описанному нами способу. На следующее утро листочки поворачиваются в противоположном направлении и в то же время поднимаются, пока не примут дневное горизонтальное положение, в котором их верхняя поверхность обращена к свету. При этом изредка Фриц Мюллер наблюдал необычайный факт: три, четыре или даже почти все листочки на одной стороне листа этого вида Phyllanthus утром, переходя из своего ночного, вертикально свисающего положения в горизонтальное, не поворачиваются и оказываются не с той стороны у главного черешка, с которой им следовало бы быть. Таким образом, эти листочки принимают горизонтальное положение, причем верхние поверхности их обращены к небу, но частично затеняются листочками, расположенными с этой стороны. Я никогда раньше не слыхал о растении, которое производило бы впечатление, что оно делает ошибку в своих движениях; в этом же случае ошибка велика, ибо листочки перемещаются на 90° в направлении, противоположном нормальному. Фриц Мюллер прибав-

* [Напечатано в «Nature», March 3, 1881, vol. XXIII, p. 409, в отделе «Letters to the Editor».]

ляет, что верхушки горизонтальных веточек этого вида Phyllanthus ночью изгибаются вниз, и таким образом наиболее молодые листья оказываются еще лучше защищенными от лучеиспускания.

Листья некоторых растений, когда они ярко освещены, направляют к свету свои края; я назвал это замечательное движение парагелиотропизмом. Фриц Мюллер сообщает мне, что листочки только что упомянутого вида Phyllanthus, равно как и некоторых бразильских видов Cassia, «в полдень, в летний день, когда солнце находится приблизительно в зените, принимают почти строго вертикальное положение. Сегодня в 3 часа пополудни листочки, оставаясь еще на полном солнечном свету, уже приняли снова приблизительно горизонтальное положение». Фриц Мюллер сомневается, можно ли когда-либо наблюдать столь резко выраженный пример парагелиотропизма под более тусклым небом Англии; и это сомнение, вероятно, основательно, ибо хотя листочки *Cassia neglecta* на растениях, выращенных из семян, которые он прислал мне раньше, двигались указанным образом, но настолько слабо, что я счел благоразумным не приводить этого случая. У нескольких видов Hedychium наблюдается парагелиотропическое движение совсем иного типа, которое можно сравнить с движением листочков Oxalis и Averrhoa, а именно: «боковые половинки листьев на ярком солнечном свету изгибаются вниз, пока не встретятся одна с другой под листом».

Чарлз Дарвин

Даун, Бекенгэм
22 февраля

ДВИЖЕНИЯ ЛИСТЬЕВ*

Фриц Мюллер прислал мне несколько дополнительных наблюдений о движениях листьев, находящихся на ярком свету. Такие движения, под ярким солнцем Бразилии, повидимому, так же хорошо развиты и так же разнообразны, как и хорошо известные движения сна, или никтитропические движения, во всех частях света. Эти данные сильно меня заинтересовали, ибо я долго сомневался, являются ли парагелиотропические движения достаточно распространенными и заслуживают ли они особого обозначения. Замечательно, что у некоторых видов эти движения весьма похожи на движения сна родственных форм. Так, листочки одной из бразильских Cassiae, находясь на свету, принимают приблизительно такое же положение, как и спящие листочки родственного ей Haematoxylon, изображенные в «Движениях растений» на рис. 153. Между тем, листочки этой Cassia засыпают, нагибаясь вниз и поворачиваясь около своих осей, тем же своеобразным способом, как и многие другие виды этого рода. Далее, у одного вида Phyllanthus, который не был определен, листья движутся ночью вперед, так что их средние жилки располагаются приблизительно параллельно горизонтальным веточкам, от которых они отходят; но когда они находятся на ярком солнечном свету, то поднимаются вертикально вверх, и верхние их поверхности приходят в соприкосновение, так как эти листья супротивны. Это и есть то положение, которое принимают ночью листья

* [Напечатано в «Nature», April 28, 1881, vol. XXIII, p. 603, в отделе «Letters to the Editor».]

другого вида, а именно *Phyllanthus compressus*. Фриц Мюллер утверждает, что парагелиотропические движения листьев одного вида Mucuna, большого вьющегося бобового растения, своеобразны и необъяснимы; листочки спят, свисая вертикально вниз, но на ярком солнечном свету черешок поднимается вертикально вверх, а конечный листочек поворачивается при помощи своей подушечки на 180°, и таким образом его верхняя поверхность оказывается обращенной в ту же сторону, куда направлены нижние поверхности боковых листочков. Фриц Мюллер прибавляет: «Я не понимаю, какое значение может иметь это вращение конечного листочка, ибо и без такого движения он был бы, повидимому, не менее хорошо защищен от солнечных лучей. На многих листьях того же растения листочки принимают также различные другие странные положения». У одного вида Desmodium, заслуживающего быть упомянутым здесь в виду его замечательных движений сна, листочки на ярком солнечном свету поднимаются вертикально вверх, и вследствие этого верхние поверхности боковых листочков приходят в соприкосновение. Листья *Bauhinia grandiflora* засыпают вечером необычно рано, по способу, описанному в «Движениях растений» на стр. 395, а именно, обе половинки одного и того же листа поднимаются вверх и приходят в тесное соприкосновение; листья же *Bauhinia Brasiliensis*, по наблюдениям Фрица Мюллера, не спят, но очень чувствительны к яркому освещению, и когда они находятся под его влиянием, то обе их половинки поднимаются вверх и располагаются под углом в 45° или даже больше над горизонтом.

Фриц Мюллер сообщил мне несколько случаев, в дополнение к приведенным в моем предыдущем письме от 3 марта, когда листья близко родственных растений принимают ночью вертикальное положение путем весьма различных движений; эти случаи представляют интерес, ибо они показывают, что движения сна были приобретены для некоторой специальной цели. Мы только что видели, что из двух видов Bauhinia у одного листья совершают заметные движения сна, в то время как у другого они, повидимому, не спят вовсе. Листья *Euphorbia jacquiniaeflora* ночью вертикально свисают, тогда как листья малорослого бразильского вида ночью поднимаются вертикально вверх. Листья этой *Euphorbia* расположены супротивно, что у этого рода наблюдается довольно редко, и восходящее движение может быть полезным для данного растения, так как верхние поверхности его супротивных листьев, приходя в соприкосновение, взаимно защищают одна другую. Листья двух видов из рода Sida поднимаются, тогда как у третьего бразильского вида они опускаются ночью вертикально вниз. Два вида Desmodium являются обыкновенными растениями вблизи дома Фрица Мюллера: у одного из них листочки ночью просто движутся вниз; но у другого три листочка не только опускаются отвесно вниз, пока главный черешок поднимается вертикально вверх, как у *D. gyrans*, но, кроме того, боковые листочки еще и вращаются, так что располагаются параллельно конечному листочку, который при этом в большей или меньшей степени прикрывает их спереди. Насколько я могу судить, здесь мы имеем дело с новым видом никтитропического движения, которое, однако, приводит к результату, общему для нескольких видов, а именно, к тесному соединению трех листочков, принимающих вертикальное положение.

Чарлз Дарвин

Даун, Бекенгэм, Кент
14 апреля

ПОВРЕЖДЕНИЕ ЛИСТЬЕВ ВСЛЕДСТВИЕ НОЧНОГО ЛУЧЕИСПУСКАНИЯ*

В письме ко мне из Санта Катарина в Бразилии от 9 августа Фриц Мюллер подтверждает взгляд, который я высказал относительно листьев, принимающих ночью, во время своего так называемого сна, вертикальное положение, чтобы избежать охлаждения и повреждения вследствие лучеиспускания под открытым небом. Он говорит: «За последнее время у нас были довольно холодные ночи (от 2 до 3° С при восходе солнца), и благодаря этому я получил новое подтверждение правильности Вашего взгляда на значение никтитропических движений растений. Около моего дома имеется несколько панданусов, приблизительно двенадцатилетнего возраста; самые молодые конечные листья их стоят вертикально, тогда как более старые настолько согнуты, что их верхняя поверхность обращена к небу. Эти молодые листья, несмотря на то, что они гораздо нежнее, все так же свежи и зелены, как были; наоборот, более старые пострадали от холода и стали явственно желтоватыми. Я наблюдал также, что у листьев *Oxalis sepium* летом, даже после самых ярких солнечных дней, движения сна выражены крайне слабо; но теперь, зимой, каждый листочек свисает вертикально вниз в течение всей ночи». Для меня является новым тот факт, что движения сна у листьев могут быть выражены в большей или меньшей степени в различные времена года.

Чарлз Дарвин

* [Напечатано в «Nature», Sept. 15, 1881, vol. XXIV, p. 459, в отделе «Letters to the Editor».]

ПРИМЕЧАНИЯ



ПРИМЕЧАНИЯ *

*С. Л. СОБОЛЬ***

1. (*Стр. 37*). Девятый том «Journal of the Linnean Society. Botany», в котором впервые была напечатана эта работа Дарвина (стр. 1—118), выходил в свет выпусками с 1865 по 1867 г. (на титульном листе переплетенных экземпляров IX тома дата 1867 г.). В 1865 г. работа Дарвина была напечатана и в виде отдельного оттиска. В отдельном издании 1875 года («2-е издание») Дарвин опустил в заглавии слово «On» («О движении и»...) (см. титульные листы обоих изданий, стр. 39 и 43 этого тома). В первом издании (1865 г.) работа делится не на пять глав, а на четыре части: часть III была в издании 1875 года разбита на две главы (3-ю и 4-ю). Рисунков в первом издании столько же и они те же, что и в изданиях 1875 и 1882 гг. (об издании 1882 года см. в статье акад. Н. Г. Холодного, стр. 5). Важнейшие разночтения текстов 1865 и 1875 гг. будут приведены далее.

2. (*Стр. 37*). Заметка Фрица Мюллера, о которой говорит здесь Дарвин, была напечатана в том же девятом томе «Journal of the Linnean Society» (стр. 344—349), в котором появилась и работа Дарвина. Эта заметка представляла собою письмо Ф. Мюллера, адресованное Ч. Дарвину и доложенное в Линнеевском обществе 7 декабря 1865 года. Так как Дарвин часто ссылается на эту заметку, приводим перевод ее:

ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ ЛАЗЯЩИХ РАСТЕНИЯХ БЛИЗ ДЕСТЕРРО В ЮЖНОЙ БРАЗИЛИИ

Г-на ФРИЦА МЮЛЛЕРА, из письма к Ч. ДАРВИНУ, эскв., Ч.К.О., Ч.Л.О. и пр.

(Доложено 7 декабря 1865)

(Таблица IX)

В Вашей работе о «Движениях и повадках лазящих растений» Вы говорите, что не видели усиков, образованных путем видоизменения веточек и что Вы склонны даже сомневаться в том, существуют ли подобные усики. Эндлихер называет усики растений, принадлежащих к роду Strychnos, *ramuli cirriformes*, и в настоящее время я лично убедился в том, что их природа именно такова. На ветвях вертикальных побегов Strychnos, растущей здесь, усики расположены весьма правильно. На этих ветвях листья первой, третьей, пятой и т. д. пар горизонтальны, а листья второй, четвертой и шестой пар параллельны главной оси, т. е. вертикальны; из углов каждого нижнего листа этих последних пар отходит по усику. И вот, в точках, обычно занятых усиками, иногда развиваются настоящие веточки. Листья, из углов которых отходят усики, часто сильно уменьшены в размерах, между тем как в других случаях они лишь очень мало или совсем не изменены. Каждый усик несет на своем кончике пару рудиментарных листьев; в очень молодом возрасте усики прямы, но вскоре они изгибаются книзу и свертываются в плоскую спираль (helix), независимо от того, обхватили они какую-либо подпорку или нет. У этого вида Strychnos способность к лазанию развита слабо; короткий, негибкий усик весьма редко ухватывается за какой-либо предмет.

Один из членов семейства Hippocrateaceae, вероятно, какой-то вид Ton-

* Таблицу перевода английских мер в метрические см. том I, стр. 568.
** Примечания, написанные академиком Н. Г. Холодным, подписаны инициалами *Н. Х.*

telia, также лазит при помощи веток. На одной из его веток, в три фута длиною, до сих пор еще не развилось ни одного листочка, и она похожа на гигантский усик; большинство боковых веточек ее уже зацепилось за соседние предметы. Из углов этих усиков-веток выходят другие веточки, которые, насколько мне приходилось видеть, нечувствительны и никогда не цепляются за какие-либо предметы. Такого рода устройство должно быть полезным для растения, ибо эти ветки растут вертикально вверх, не встречая на своем пути препятствий, между тем как растение укрепляется [в своем положении] при помощи усиков-веток.

Caulotretus из семейства Leguminosae представляет другой пример усика, образовавшегося путем видоизменения веток. У вида, который я наблюдал, ветки несут усики только в углу своего первого листа, а этот лист всегда рудиментарен. В отношении молодых побегов можно, с первого взгляда, подумать, что усики отходят из углов, образуемых со стеблем всеми их листьями. У этого растения каждый усик кажется состоящим из двух частей, разделенных небольшим вздутием, — нижняя прямая, верхняя изогнута, а кончик завернут в плоскую спираль (helix). Однако то, что представляется нижней частью усика, в действительности не что иное, как первое междоузлие молодой ветки, вздутие — его конечная почка, а самый усик отходит от этой молодой ветки из угла, образуемого со стеблем ее первым чешуеобразным листом, сопровождаемым вместе с тем двумя прилистниками. Кончик усика очень скоро завертывается в плоскую спираль; однако он не утрачивает вследствие этого способности обхватывать подпорку; напротив того, я не знаю никаких других усиков, которые столь легко оплетали бы небольшие предметы, как эти закрученные, в высшей степени эластические усики Caulotretus.

Гораздо интереснее усиков Strychnos и Caulotretus усики (табл. IX, рис. 1 и 2) вьющегося мотылькового растения с одеревеневшим стеблем, которое, как я полагаю на основании его общего вида, принадлежит к Dalbergieae, Benth. Они представляют собой тонкие, нежные, гибкие, безлистные ветки, с многочисленными (12—25) междоузлиями, вооруженные острыми, твердыми, крючкообразными прилистниками. Молодые, сочные, травянистые побеги этого растения, выходящие из земли, безлистны. Я видел побег в семь футов высотою, нижняя половина которого была совершенно обнажена, между тем как верхняя половина несла около дюжины усиков, протягивавшихся во всех направлениях. Самый старый из этих усиков имел от девяти до двенадцати дюймов в длину и был вооружен двенадцатью-шестнадцатью парами острых крючков; по бокам более молодых усиков находились большие, листовидные, опадающие прилистники, а у их оснований — очень маленькие, похожие на прилистники листья. Крючки на усиках — это, очевидно, прилистники, которые в этом семействе столь часто принимают форму крючков или игол; и действительно, в то время как на старых усиках они сильно искривлены и имеют твердый, острый, темноокрашенный кончик, на верхушках более молодых усиков они прямые, сочные и зеленые, напоминая в этом раннем возрасте большие по своим размерам прилистники у оснований усиков. В дальнейшем, на вершине побега у оснований усиков развиваются настоящие листья вместо маленьких рудиментарных, и, наконец, когда растение достигнет света и распространит свои ветви по верхней поверхности заросли или дерева, усики исчезают. Обратное можно видеть, если растение выступает на завоевание новой области, например соседнего дерева. Тогда ветвь, несущая одни только листья, начинает образовывать на своем тонком конце усики на ряду с листьями, и, наконец, быстро вырастая в длинный гибкий побег, она образует одни только усики, а листья замещаются маленькими чешуйками. Таким образом, у этого растения ветки принимают четыре различных формы: во 1-х, безлистные усики, вооруженные крючкообразными прилистниками; во 2-х, длинные, гибкие, безлистные побеги, несущие усики и широкие опадающие прилистники; в 3-х, ветки с листьями и с усиками, выходящими из углов, образуемых листом со стеблем; и в 4-х, ветки, несущие только листья, без усиков. Между листом и усиком имеется добавочная почка (рис. 1*b*), которая часто развивается в ветку; эти ветки, происходящие из добавочных почек, повидимому, никогда не образуют усиков. Усики, после того как они обхватят подпорку, частично разрастаются в толщину в том месте, где они соприкасаются с ней (рис. 1*a*). Усики, не зацепившиеся за какой-либо предмет, ведут себя различным образом. Некоторые засыхают и отпадают, неправильно сократившись. Другие также становятся извитыми, либо сокращаются в спираль, а иногда — в плоскую спираль (helix),

но остаются на ветке, утолщаясь в отдельных местах и становясь деревянистыми и жесткими. Третьи образуют ветки, отходящие от одного или нескольких из их междоузлий; это происходит также, и быть может даже более часто, и с усиками, нашедшими себе подпорку; в этом случае усики сильно утолщаются, достигая иногда размеров более одного дюйма в диаметре (рис. 2: *a* — утолщенный усик, обхвативший ветку Psidium; *b* — ветка, образовавшаяся из усика; *c* — ветка, несущая усик; *d* — ветка, образовавшаяся из добавочной почки, без усиков). Наконец, усики даже сами преобразуются в настоящие ветки; в этом случае они могут оставаться почти прямыми или изгибаются, но очень слабо, и на своих концах образуют листья; первый из этих листьев подобно усикам имеет иногда крючкообразные постоянные прилистники, между тем как прилистники следующих листьев опадающие, так же, как и на других ветках. Эти усики часто становятся очень удлиненными. Я видел побег, почти все усики которого развились в змеевидно извивающиеся ветки, и под каждой из этих веток находилась прямая ветка, образовавшаяся из добавочной почки. Один из усиков имел три дюйма в длину; у него было двадцать пять пар крючков, а на тонком конце — три коротких междоузлия с листьями и без крючков; от его семнадцатого междоузлия отходила ветка. За исключением крючкообразных прилистников, по которым их можно легко распознать, ветки, образованные усиками, почти во всех отношениях похожи на обыкновенные ветки, но, насколько мне приходилось видеть, они никогда не образуют усиков, так же как и те ветки, которые отходят от междоузлий усика или (как я уже указывал) из добавочной почки.

Если мы ограничим название усиков нитеобразными органами, применяемыми *исключительно* для лазания, то усики данного растения нужно было бы исключить, ибо, выполнив свою работу в качестве усика, они могут преобразоваться в ветки и выполнять работу последних.

В то время как у этого растения в высшей степени видоизмененные усики могут снова превратиться в настоящие ветки, у двух других растений, которые я видел, сами ветки, не подвергаясь какому-либо видоизменению, действуют в качестве усиков. Одно из этих растений принадлежит к Dalbergieae. Многие его ветки обхватили маленькие веточки одного дерева. Эти усики-ветки, как их можно назвать, не продолжали расти за пределами подпорки, и в том месте, где они касались ее, большинство из них утолстилось; некоторые обнаруживали склонность к спиральному сокращению, образуя полукруг между подпоркой и стеблем. Это растение не вьется. Я могу прибавить, что другой род, относящийся к тому же разделу бобовых, а именно, Hecastaphyllum, также является лазящим при помощи веток.

Второе из упомянутых выше растений — вид Securidaca (Polygalaceae); это весьма мощный лазун (рис. 3). Его ветки нередко изогнуты крайне странным и сложным образом. Так, я видел тонкую ветку, которая со своими боковыми веточками искривилась подобно ребрам в полукруги (около четырех дюймов в диаметре), напоминая кости грудной клетки; от веточек отходили вторичные веточки, которые были весьма правильно изогнуты и переплетались друг с другом, образуя нечто вроде плетенки вокруг центрального пустого пространства. Если ветки обвиваются вокруг подпорки, они утолщаются и становятся крайне негибкими, подобно настоящим усикам; но даже эти утолщенные части могут нести листья или вторичные ветки. У предшествующего растения ветки, обхватив подпорку, повидимому, приостанавливали свой рост в длину; у данного растения они продолжают расти, и одна и та же ветка может последовательно обхватывать различные предметы. Ветки, свободно отходящие от утолщения, более тонки и гибки; со своими веточками, которые все распростерты в одной и той же горизонтальной плоскости и уменьшаются в длине по направлению к концу ветки, и со своими листьями, расположенными двумя горизонтальными рядами, они образуют своего рода гигантские двуперистые листья; эта Securidaca, когда она покрывается своими голубовато-пурпуровыми цветами, одно из самых изящных и великолепных растений нашей флоры.

От этих двух последних растений только один шаг до первичного и наиболее простого состояния растений, лазящих при помощи веток; это состояние представлено многочисленными видами, карабкающимися вверх по зарослям, не обвиваясь вокруг них и без помощи корешков, крючков или усиков.

Таким образом, мы можем проследить в развитии растений, лазящих при помощи веток, следующие стадии:

1. Растения, поддерживающие себя исключительно при помощи своих веток, отходящих в стороны под прямыми углами, например Chiococca.

2. Растения, обхватывающие подпорку при помощи своих неизмененных веток, — Securidaca (Hippocratia по Эндлихеру, Gen. Plant. No. 5700, «arbores v. frutices, ramis contortis scandentes»).

3. Растения, лазящие при помощи усикообразных концов своих веток. Согласно Эндлихеру (Gen. Plant. No. 5745), именно так обстоит дело у Helinus («ramulorum apicibus cirrhosis scandens»).

4. Растения с очень резко измененными усиками, которые могут, однако, снова преобразоваться в ветки, например, вышеупомянутое мотыльковое растение.

5. Растения с усиками, используемыми исключительно для лазания, — Strychnos, Caulotretus.

Я хочу добавить здесь несколько различных наблюдений. Вы описали некоторые виды Bignonia, у которых тонкие концы усиков расширяются и становятся липкими после того, как они в течение короткого времени оставались в соприкосновении с каким-либо объектом; однако трехраздельные усики Haplolophium, рода из семейства Bignoniaceae, оканчиваются (не приходя в соприкосновение с каким-либо объектом) гладкими блестящими дисками, которые, впрочем, после того, как они прилипнут к чему-либо, иногда значительно расширяются. Вы указываете, что у Cardiospermum общий цветонос, несущий цветоножки с цветочными почками и пару коротких усиков, хотя и производит самопроизвольные круговые движения, не изгибается при прикосновении и не сокращается в спираль; заслуживает поэтому упоминания, как пример различия в действии усиков у родственных родов, тот факт, что у Serjania общий цветонос сокращается в спираль, как только его единственный усик обхватил, — что̀ случается часто, — собственный стебель растения.

В отношении спирально вьющихся растений Вы указываете, что хотя *Hibbertia dentata* производит круговые движения иногда в одном направлении, а иногда в другом, однако она неизменно завивается слева направо. Но в другом роде, относящемся к тому же семейству, а именно у Davilla, стебель завивается безразлично слева направо и справа налево, а однажды я видел, как побег, взбиравшийся по дереву около пяти дюймов в диаметре, менял свое направление таким же образом, как это часто происходит у Loasa. Хотя, как мы только что видели, в некоторых немногочисленных случаях отдельные особи завиваются в противоположных направлениях, однако Вы говорите, что до сих пор не встречали ни одного примера, когда бы два вида одного и того же рода завивались в противоположных направлениях, и Вы можете привести только два случая, когда виды, принадлежащие к одному и тому же естественному отряду, завиваются таким образом. Однако одна растущая здесь Mikania вьется справа налево, тогда как описанная Вами *Mikania scandens* вьется в противоположном направлении, и я думаю, что имеются виды Dioscorea, вьющиеся в противоположных направлениях. Наконец, в отношении толщины подпорки, по которой могут взбираться вверх спирально вьющиеся растения, — недавно я видел ствол около пяти футов в обхвате, по которому взбиралось таким образом растение, принадлежащее, повидимому, к Menispermaceae.

3. *(Стр. 38)*. Издание 1882 года в точности воспроизводит издание 1875 г., отличаясь от него лишь этим «Добавлением к предисловию» и указанием на ошибку («Исправления»), допущенную Дарвином в предыдущих изданиях и оставленную им неисправленной и в тексте издания 1882 г.

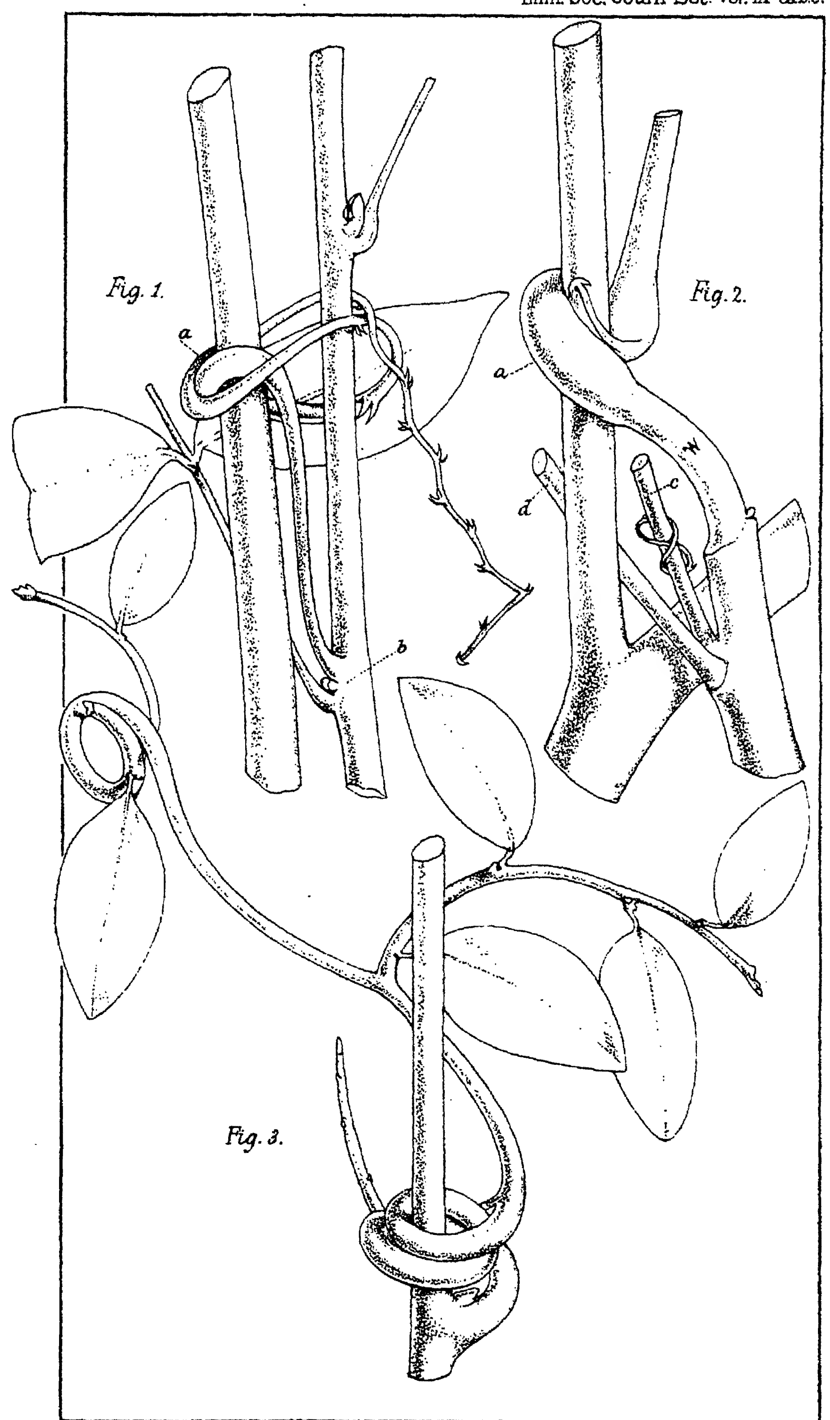
4. *(Стр. 47)*. В первом издании Дарвин указывает, что это «необычайно медленное вращение» продолжалось 2 часа 49 минут (J. of the L. S., vol. IX, p. 3).

5. *(Стр. 50)*. Замечание о Саксе добавлено во втором издании.

6. *(Стр. 51)*. В первом издании Дарвин говорит не об усиленном росте клеток на той или другой стороне стебля, а об их «сокращении»; соответственно этому абзац заканчивался следующей фразой, опущенной во втором издании: «В этом примере я, краткости ради, говорил о клеточках, последовательно сокращающихся вдоль каждой стороны; конечно, тургор клеточек на противоположной стороне или обе силы совместно дали бы такой же результат». (J. of the L. S., vol. IX, p. 8). — Примечание о Саксе и де Фризе добавлено во втором издании.

7. *(Стр. 51)*. И здесь, как и в предыдущем абзаце, Дарвин в первом издании (J. of the L. S., vol. IX, p. 8) говорит не о росте, а о «сокращении» трех сторон.

8. *(Стр. 56)*. Конец этой фразы добавлен во втором издании.


Fig. 1.
a
b
Fig. 2.
a
c
d
Fig. 3.

9. *(Стр. 65).* В первом издании (J. of the L. S., vol. IX, p. 22) за этим следовали еще две следующие фразы, опущенные во втором издании: «В соответствии с изложенными выше взглядами, мы можем, однако, видеть, что находящийся в круговом движении побег, который, придя в соприкосновение с какой-либо подпоркой, быстро теряет свою способность к движению, не мог бы снова оказаться оторванным от своей подпорки в результате обратного движения в противоположном направлении, и, оставаясь поэтому в соприкосновении с ней, мог бы таким образом взбираться вверх по толстой подпорке. Но только ли это одно небольшое различие, заключающееся в том, что способность к движению после того, как стебель придет в соприкосновение с подпоркой, сохраняется в течение некоторого времени или быстро утрачивается, — только ли этим определяется, насколько толстым может быть объект, по которому стебель может взбираться вверх, я не знаю».

10. *(Стр. 67).* Перевод: «на плодородной земле начинает подыматься при посредстве *закручивающегося стебля*».

11. *(Стр. 68).* Отсюда до конца фразы добавлено во втором издании.

12. *(Стр. 86).* Последняя фраза добавлена во втором издании.

13. *(Стр. 89).* Это примечание впервые дано во втором издании. См. выше примечание 2-е.

14. *(Стр. 90).* В первом издании к рисунку 5 было сделано Дарвином примечание, опущенное им во втором издании: «Этот и следующие рисунки, с которых изготовлены были гравюры, были тщательно выполнены для меня с живых растений моим сыном Джорджем Г. Дарвином». В предисловии ко второму изданию Ч. Дарвин указывает, что рисунки сделаны его сыном, не оговаривая, однако, того, что первые четыре рисунка выполнены кем-то другим.

15. *(Стр. 95).* Вместо этой последней фразы в первом издании (J. of the L. S., vol. IX, p. 56) Дарвин писал следующее: «Хотя такая точка зрения может показаться невероятной, я склонен предполагать, что эта повадка усика всовывать свою верхушку в темные дыры и щели унаследована растением после того, как оно утратило способность образовывать липкие диски».

16. *(Стр. 106).* Как показали позднейшие опыты Дарвина, это не соответствует действительности (см. «Способность к движению у растений», стр. 442). — *Н. X.*

17. *(Стр. 111).* Это последнее предложение абзаца добавлено Дарвином во втором издании.

18. *(Стр. 113).* Весь этот абзац вставлен Дарвином впервые во втором издании.

19. *(Стр. 115).* В первом издании (J. of the L. S., vol. IX, p. 78) этот абзац заканчивался еще следующей фразой: «Д-р Гукер сообщил мне, что многие другие тыквенные растения имеют прилипающие усики».

20. *(Стр. 115).* В первом издании (ibid., p. 79) за этим были еще следующие слова: «у последнего растения [т. е. у *Cucumis sativa*] Дютроше («Comptes Rendus», tome XVII, p. 1005) наблюдал обратное движение усика».

21. *(Стр. 116).* Дарвин употребляет термин «flower peduncle» для обозначения как настоящих цветоножек, так и цветоносов, т. е. осевых частей соцветий. У винограда усики представляют собой видоизмененные цветоносы. — *Н. X.*

22. *(Стр. 125).* Весь этот абзац добавлен во втором издании.

23. *(Стр. 126).* В первом издании (J. of the L. S., vol. IX, p. 90) этот абзац заканчивался следующей фразой: «Если бы позволяло место, я мог бы привести гораздо более поразительные случаи, касающиеся двух растений, которые принадлежат к тому же семейству: одно из них, будучи исключительно чувствительным к самому слабому давлению, если только оно действует продолжительно, не реагирует на короткие толчки; другое растение чувствительно именно к таким толчкам, но не реагирует на слабое, хотя и продолжительное давление».

24. *(Стр. 127).* Как уже было указано (см. выше, примечания 6 и 7), Дарвин в 1865 году считал, что причиной изгибания и свертывания в спираль тех или иных органов у лазящих и вьющихся растений является различие в тургоре клеток на разных сторонах органа. Позднейшие работы (главным образом, де Фриза) заставили его изменить эту точку зрения и в издании 1875 г. он всюду говорит уже о различиях в скорости роста на разных сторонах органа как причине изгибания и сокращения усика в спираль. Данный абзац раздела о спиральном сокращении усиков также заканчивался в первом издании рассуждением о «сокращении» клеток как причине спирального сокращения. Во втором издании Дарвин соответственным образом изменил конец абзаца.

25. *(Стр. 128).* Весь этот абзац, за исключением примера с Cardiospermum, вставлен впервые во втором издании.

26. *(Стр. 129).* В первом издании «Лазящих растений» (J. of the L. S., vol. IX, p. 94) вместо этого абзаца был другой, в котором Дарвин, в противоположность тому, что он пишет здесь, высказывал ту мысль, что «существует тесная связь между сокращением усика и предшествующим ему актом обхватывания подпорки». В подтверждение правильности этого заключения он ссылается на пример тех растений, усики которых «после того, как они обхватят подпорку, неизменно сокращаются в спираль». Далее он приводит несколько, как ему тогда казалось, исключений из этого правила (Eccremocarpus, Cardiospermum, Mutisia). Очевидно, более тщательный анализ собранного им материала заставил его изменить свою точку зрения, в результате чего в издании 1875 г. он и счел себя вынужденным написать, что «обхватывание подпорки и спиральное сокращение усика по всей его длине — явления, не стоящие в необходимой связи одно с другим».

27. *(Стр. 130).* Между этим и следующим абзацами в первом издании (J. of the L. S., vol. IX, p.95) находился нижеследующий абзац, целиком опущенный Дарвином во втором издании: «Относительно причины, возбуждающей спиральное сокращение, мало что можно сказать. Прочтя интересную статью проф. Оливера («Trans. Linn. Soc.», vol. XXIV, 1864, p. 415) о гигроскопическом сокращении бобов, я подвергнул некоторое количество усиков разных видов медленному высушиванию, но никакого спирального сокращения не последовало; оно не наступало также и в том случае, когда усики бриони были помещены в воду, в разбавленный спирт и в сахарный сироп. Мы знаем уже, что обхватывание подпорки ведет к изменению структуры тканей усиков; мы называем эту реакцию жизненной (vital) и так же должны назвать спиральное сокращение. Сокращение это не связано с способностью к самопроизвольному круговому движению, так как встречается у усиков таких растений, как *Lathyrus grandiflorus* и *Ampelopsis hederacea*, которые не совершают круговых движений. Оно не обязательно связано и с завиванием верхушек вокруг подпорок, так как на примерах Ampelopsis и *Bignonia capreolata* мы видели, что достаточно образования липких дисков, чтобы стимулировать сокращение. Но, повидимому, оно определенно стоит в какой-то тесной связи с движением завивания или обхватывания, вызванным прикосновением к подпорке, потому что спиральное сокращение не только следует вскоре за этим актом, но обычно начинается в непосредственной близости от окончания [усика] и распространяется вниз [по усику] по направлению к его основанию, словно бы весь усик пытался подражать движению своего кончика. Если, однако, усик очень вытянут, то он становится, повидимому, почти одновременно по всей своей длине, сначала извилистым, а затем спиральным. Спиральное сокращение усика, оставшегося неприкрепленным, не может служить для какой-либо из полезных целей, выше уже описанных; оно не происходит у многих усиков, которые вообще сокращаются после прикрепления, а если оно и наступает, то, как мы видели, только спустя значительный промежуток времени. В таких случаях спиральное сокращение почти можно уподобить некоторым инстинктивным или привычным движениям, совершаемым животными в условиях, делающих эти движения явно бесполезными».

28. *(Стр. 134).* См. выше раздел об *Hanburya Mexicana* (стр. 114—115).

29. *(Стр. 135).* Ср. «Происхождение видов» (том III, стр. 420): «Естественный отбор не создает абсолютного совершенства, да и на деле, насколько мы в состоянии судить, абсолютное совершенство мы не всегда встречаем в природе».

30. *(Стр. 135).* В первом издании (J. of the L. S., vol. IX, p. 102) абзац заканчивался следующей фразой, опущенной Дарвином во втором издании: «Это последнее движение — одно из наилучше приспособленных движений, обнаруживаемых усиками».

31. *(Стр. 136).* Фраза «Иногда утолщается... базальная часть» вставлена впервые во втором издании.

32. *(Стр. 136).* Т. е. у того вида из ботанического сада Кью, который Дарвину не удалось определить, см. стр. 90.

33. *(Стр. 137).* По сравнению с первым изданием этот абзац несколько сокращен Дарвином: выброшено несколько фраз, в которых повторяются данные о липких дисках, приведенные уже в специальных разделах четвертой главы.

34. *(Стр. 139).* Последние два абзаца четвертой главы, в которых Дарвин разбирает вопрос о росте, как причине различных движений усиков, и полемизирует по этому поводу с Саксом, написаны впервые для второго издания книги. В первом издании глава заканчивалась небольшим абзацем об изобилии лазящих растений

в Америке, который Дарвин во втором издании целиком перенес в конец пятой главы (стр. 151—152).

35. *(Стр. 140).* В первом издании Дарвин проводит несколько иную классификацию: «большой класс вьющихся растений с подотделами листолазов и растений, снабженных усиками» (J. of the L. S., vol. IX, p. 105).

36. *(Стр. 140).* Две последние фразы и примечание о Фрице Мюллере и Егере — вставка во второе издание.

37. *(Стр. 141).* Фраза о лазящих растениях Южной Бразилии и Цейлона — вставка во второе издание.

38 *(Стр. 141).* Примечание об Аза Грее вставлено во второе издание.

39. *(Стр. 143).* Примечание о Фр. Мюллере вставлено во второе издание.

40. *(Стр. 143).* См. выше примечание 35.

41. *(Стр. 148).* См. примечание Дарвина на стр. 81.

42. *(Стр. 150).* О законе компенсации см. «Происхождение видов», глава V — Компенсация и экономия роста (том III, стр. 377—378).

43. *(Стр. 150).* Слова «как это признают теперь почти все натуралисты» вставлены во втором издании. В первом издании начало фразы читалось так: «Если верно, что виды изменяются с течением веков, то мы можем заключить»...

44. *(Стр. 150).* Эта фраза в первом издании (J. L. S., vol. IX, p. 115) имела следующий вид: «Самый интересный пункт в естественной истории лазящих растений представляют их разнообразные способности к движению; именно это привело меня к изучению их». Ср. со вступительными словами Дарвина к «Лазящим растениям», где он подчеркивает, что его интерес к этой группе растений возник под влиянием статьи Аза Грея (этот том, стр. 45).

45. *(Стр. 151).* За этим в первом издании (J. L. S., vol. IX, p. 116) следовала фраза: «Это сходство в природе движения ясно обнаруживается, если поместить лазящие растения в комнате и их первые утренние движения по направлению к свету и их последующие круговые движения отмечать на стеклянном колпаке».

46. *(Стр. 151).* В первом издании (ibid.) абзац заканчивался следующим текстом, опущенным Дарвином во втором издании: «Многие авторы высказываются в том смысле, будто бы движение растения к свету является прямым результатом испарения или окисления сока в стебле, подобно тому, как полоса железа удлиняется с возрастанием температуры. Но видя, как усики притягиваются светом или отталкиваются им, более вероятно предположить, что их движения лишь направляются и стимулируются его действием, таким же образом, как они направляются силою притяжения от центра тяжести или к нему».

47. *(Стр. 151).* В первом издании (ibid.) абзац заканчивался следующим текстом: «Это, быть может, наиболее интересное из всех движений лазящих растений, так как оно непрерывно. Очень многие другие растения обнаруживают самопроизвольные движения, но обычно они осуществляются только раз на протяжении всей жизни растения, каковы, например, движения тычинок и пестиков, и т. д., или с перерывами во времени, как, например, в так называемом сне растений».

48. *(Стр. 151).* Этот абзац впервые вставлен во втором издании.

49. *(Стр. 152).* Как уже было указано (см. примечание 34), все это место об Америке, с ссылкой на Бэтса, Моля и Пальма, перенесено сюда Дарвином из конца третьей части первого издания. В первом издании, ссылаясь на Бэтса, Дарвин писал: «как недавно было указано м-ром Бэтсом». Очевидно, Дарвин имел в виду книгу Бэтса «Натуралист на Амазонке», вышедшую в 1863 году. (См. том III, стр. 725—730: Предисловие Дарвина к книге Г. У. Бэтса).

50. *(Стр. 152).* В английском тексте «fifty-nine Alliances», т. е. буквально «пятьдесят девять родственных групп». В системе растений Линдли этот термин приблизительно соответствует отрядам (порядкам) других современных и более поздних систем. Отдельные группы «Alliances» Линдли объединял, как и некоторые другие систематики растений, в «когорты», которые являются в данном случае подразделениями подклассов (однако в других системах тем же термином «когорты» обозначаются отряды, см. примечание 54). Надо отметить, что Дарвин пользуется нередко для обозначения отряда (порядка) и термином «order», но на ряду с этим применяет его иногда как термин, равнозначный «family» (семейство). Это словоупотребление Дарвина намеренно сохранено в переводе, дабы дать представление об особенностях терминологии Дарвина, тем более, что для читателя не составит затруднения разобраться в том, в каком случае Дарвин, применяя термин «отряд», говорит о семействе, и в каком он имеет в виду отряд в настоящем смысле этого слова.

Гукер в своем популярном очерке ботаники (J. D. Hooker, Botany, серия «Science Primers», London, Macmillan, 1876) пишет (стр. 98): «Отряды (Orders), называемые так же семействами (Families), представляют собой объединения родов, сходных друг с другом по некоторым заметным признакам». Таким образом, в семидесятых годах подобное словоупотребление было, очевидно, широко принято в английской биологической (во всяком случае, в ботанической) литературе.

51. *(Стр. 152).* Ссылки Дарвина на некоторые работы Моля и Сакса относятся к английским переводам этих работ. Для облегчения справок ниже указаны соответствующие места немецких оригиналов. В сноске на стр. 45. Дарвин ссылается на англ. перевод работы Hugo von Mohl, Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle, Braunschweig, 1851 (Aus Rud. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie besonders abgedruckt); соответствующее английскому переводу место немецкого оригинала; стр. 303—310. Все остальные ссылки в тексте и сносках на Г. ф. Моля относятся к немецкому оригиналу работы «Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen», Tübingen, 1827. Несколько ссылок на английский перевод «Учебника ботаники» Ю. Сакса относятся к главам 4-й (последние параграфы) и 5-й третьей части книги J. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3-е и 4-е издания, 1873 и 1874. Русским переводом (Ю. Сакс, Учебник ботаники, перевод С. П. Карельщикова и С. М. Розанова, в 3-х выпусках; 1 вып., 2-е изд., СПБ, 1883; 2 и 3 вып., СПБ, 1870) пользоваться нельзя, так как он сделан со 2-го немецкого издания и не содержит тех данных, на которые ссылается Дарвин.

52. *(Стр. 162).* Вопрос о причине, вызывающей изгибание той или иной движущейся части растения, естественно занимал Дарвина, начиная с 1865 г. В этом отношении можно видеть, что уже в 1875 г., во втором издании «Лазящих растений», он, под влиянием работ де Фриза, Сакса и Пфеффера, несколько изменил свою точку зрения (см. этот том, стр. 50—51, 55—56, 127, 137—139 и примечания 6, 7, 24 и 34), однако уже и тогда, несмотря на то, что «не соглашаться с таким крупным авторитетом — большая смелость» (стр. 138), не счел для себя возможным признать усиленный рост на одной стороне органа универсальной причиной всех движений изгибания, как это считал Сакс. В 1880 г. Дарвин в результате собственных обширных экспериментов окончательно приходит к выводу, что «усиленный рост, сперва на одной стороне органа и затем на другой, представляет собой вторичное явление и что увеличение тургора клеток, вместе с растяжимостью их стенок, есть первичная причина движений типа круговой нутации». Таким образом, Дарвин в 1880 г. возвращается к своим более ранним взглядам на этот вопрос, убедившись, что в общем он стоял на верном пути. О современном состоянии вопроса см. во вступительной статье акад. Н. Г. Холодного.

53. *(Стр. 200).* Этот термин в настоящее время вышел из употребления: первый влагалищеобразный лист проростков Gramineae называется обычно колеоптилем; морфологически он соответствует, вероятно, семядоле. — *Н. Х.*

54. *(Стр. 203).* В данном случае (в системе Лемаў—Деценя—Гукера) «когорта» равнозначна «отряду» («порядку»). См. примечание 50.

55. *(Стр. 214).* В английском тексте «parasitic»: во времена Дарвина *Monotropa hypopitys* считалась паразитом. Позднейшими исследованиями установлено, что это растение питается сапрофитно (т. е. за счет мертвых органических остатков в почве) при помощи покрывающих его корни грибных нитей. — *Н. Х.*

56. *(Стр. 218).* См. «Происхождение видов», настоящее издание, том III, стр. 379 («Части рудиментарные, по всеобщему признанию, крайне изменчивы») и стр. 636—641.

57. *(Стр. 221).* О принципе компенсации, или уравновешивания, роста см. «Происхождение видов», настоящее издание, том III, стр. 377—378.

58. *(Стр. 320).* В английском тексте «ordinary and gymnospermous dicotyledons», т. е. буквально: «обычных [покрытосемянных] и голосемянных двудольных».

59. *(Стр. 321).* Sea-kale (т. е. морская капуста) = *Crambe maritima* (из сем. крестоцветных).

60. *(Стр. 330).* На рисунке 9 часов 35 минут, в тексте 9 часов 25 минут, — повидимому, в том или другом случае опечатка.

61. *(Стр. 334).* Пфеффер в цитируемой Дарвином работе (W. Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane, Leipzig, 1875) в специальной главе (XIII. Historisches. Стр. 163—170) излагает историю исследования движений листьев. Первые упоминания о движениях листьев мы находим у Плиния (Hist. natural., Lib. XVIII, cap. 35) и затем уже в XIII веке у Альберта Великого. В XVI

веке Валерий Кордус и Гарсиас де Хорто описали ежедневные периодические движения листьев некоторых бобовых. Линней впервые назвал эти движения «сном» растений (Philosophia botanica, 1751, стр. 274, и Somnus plantarum, 1755, в «Amoenitat. academicae», т. IV, стр. 333 и сл.) и установил их широкое распространение в растительном мире. В XVII и XVIII вв. причину периодических движений усматривали то в колебаниях температуры (Рей, 1686; Камерариус, 1688; Мустель, 1781) или влажности (Паран, 1711; Боннэ, 1762), то в периодической смене освещения на протяжении суток (Хилл, 1757), то приписывали их «неизвестным внутренним причинам» (Цинн, 1759). В начале XIX в. ряд исследователей считал, что причина изгибания должна быть заключена в паренхиме самого сочленения, причем Тревиранус (1824) полагал, что это изгибание в сочленениях обусловлено состоянием натяжения между удлиняющейся паренхимой и неактивным пучком сосудов, — точка зрения, которую разделял и Брюкке, — причину же, обусловливающую самое изменение напряжения, одни (Дютроше, Брюкке) усматривали в гидростатическом давлении, другие (Гофмейстер) — в поглощении влаги клеточной оболочкой.

Де Кандоль (1806) впервые установил, что существуют определенные взаимоотношения между сменой освещения и суточными периодическими движениями листьев. Дютроше (1824), на основании своих исследований над *Mimosa pudica*, пришел к выводу, что свет действует на растение двояко, восстанавливая чувствительность и являясь самой причиной движения. Весьма неясные воззрения развивал Дассен (1836—1838), считавший, что нутационные движения возникают в результате «обычного хода развития растительности», а периодические движения совершаются в большей мере под влиянием температуры и влажности, нежели света. Мейен (1839) поставил ряд экспериментов и показал, что дневные движения совершаются растением и ночью при искусственном освещении, подтвердив таким образом точку зрения де Кандоля. Брюкке (1848) установил, что природа движений у *Mimosa pudica* под влиянием раздражения и при наступлении вечера различна. Гоффман (1850) в результате своих опытов пришел к совершенно неправильному заключению, будто суточные движения обусловливаются температурой и движения растений вызываются лишь тепловым, а не световым действием солнца. Рачинский (1858) высказал интересную, но мало обоснованную идею о том, что лист принимает свое дневное положение благодаря увеличению тургора тонкостенной паренхимы под влиянием света. Кон (1859) впервые выяснил, что интенсивное освещение вызывает у листьев Oxalis положение, по внешности сходное с положением сна. Сакс, занимавшийся движениями растений уже с 1857 г., произвел впервые в 1863 г. четкое разграничение различных видов движений; периодические движения листьев на протяжении суток Сакс рассматривал как исторически возникшую функцию, регулируемую сменой освещения. В конце 60-х и в начале 70-х годов по вопросу о движениях листьев работали главным образом Миллярдэ, Руайе, Баталин, Пфеффер и др. Результаты их работ учтены Дарвином в данном сочинении. См. также вступительную статью акад. Н. Г. Холодного к этому тому.

62. *(Стр. 334).* В наст. время более употребителен термин «никтинастия».—*Н. Х.*

63. *(Стр. 336).* В заметке «Повреждение листьев растений вследствие ночного лучеиспускания», напечатанной в «Nature» 15 сентября 1881 г. (перевод ее см. этот том, стр. 525), Дарвин приводит некоторые данные о явлениях сна у бразильских растений, сообщенные ему Фрицем Мюллером, который подтверждает мнение Дарвина о значении ночного лучеиспускания в этом явлении. См. также статью Дарвина «Движения растений» (этот том, стр. 521).

64. *(Стр. 336).* Это тот самый У. Ч. Уэлз (W. C. Wells), который, по словам Дарвина («Происхождение видов», настоящее издание, том III, стр. 262—263), первый высказал идею естественного отбора в том же «Исследовании о росе» (1818 г.), на которое Дарвин здесь ссылается.

65. *(Стр. 337).* Существование различия между внутренней температурой растения и температурой окружающей среды и понижение температуры растения путем лучеиспускания тепла листьями и стеблевыми частями было впервые экспериментально установлено французским ботаником Дютроше в 1840 г.

66. *(Стр. 373).* Дарвин имеет в виду капитальную сводку Дж. Бентама и Дж. Д. Гукера (G. Bentham and J. D. Hooker, Genera Plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis Kewensibus servata definita, 3 тома, Лондон, 1862—1883), первые два тома которой вышли еще при жизни Дарвина.

67. *(Стр. 375).* См. «Происхождение видов», наст. издание, том III, стр. 351: «чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь

вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе». (Принцип «расхождения признаков»).

68. *(Стр. 378)*. Ср. раздел «Развитие и эмбриология» XIV главы «Происхождения видов» (наст. издание, том III, стр. 627 и след). Ср. также раздел «Эмбриология листьев» в конце VII главы этой работы Дарвина (этот том, стр. 420—421).

69. *(Стр. 439)*. Пфеффер указывает («Die periodischen Bewegungen»..., стр. 62), что уже Валерий Кордус (1561), Дю Фай (1736) и Боннэ (1754) отмечали у листьев растений, в частности у Leguminosae, движения «дневного сна». Согласно указаниям Пфеффера, литературные данные по этому вопросу приводят Dassen (Wiegmann's Archiv, IV, 1838, p. 216) и Planchon (Bull. Soc. bot. de France, 1858, p. 469). См. статью Дарвина «Движения листьев» (этот том, стр. 522).

70. *(Стр. 463)*. По поводу этого замечательного места см. вступительную статью акад. Н. Г. Холодного (этот том, стр. 27—28).

71. *(Стр. 465)*. О поллиниях орхидей и их движениях см. работу Дарвина об опылении орхидей, глава I (настоящее издание, том VI).

72. *(Стр. 473)*. Имеется в виду объектив с фокусным расстоянием в 2 дюйма, т. е. очень слабый объектив с собственным увеличением около 5 раз (при обычной для английских микроскопов длине тубуса 250—270 мм). С слабым окуляром (2 или 3) такой объектив дает общее увеличение от 10 до 15 раз. С таким увеличением, повидимому, и работал Дарвин.

73. *(Стр. 474)*. Здесь в англ. оригинале, очевидно, какая-то ошибка, так как указанная скорость движения (5 делений за $1^1/_2$ часа) не больше, а меньше скорости 30 делений за $3^1/_2$ часа. — *Н. Х.*

74. *(Стр. 479)*. Эти данные Дарвина были проверены Ротертом (см. его работу «О гелиотропизме», 1893, стр. 25—26) и оказались неверными: отрезывание верхушки колеоптилей у Phalaris влечет за собой потерю геотропической изгибоспособности так же, как у Avena. Повидимому, Дарвин наблюдал оперированные проростки спустя слишком большой промежуток времени после начала опыта, когда вследствие «физиологической регенерации» к ним возвращалась «геотропическая чувствительность», т. е. возобновлялось выделение ростового гормона из апикальной части колеоптиля. См. вступительную статью к этому тому. — *Н. Х.*

75. *(Стр. 517)*. В нескольких местах своей работы о «Способности растений к движению». Дарвин ссылается на книгу Sachs, Physiologie végétale, 1868. Последняя представляет собой франц. перевод работы Сакса «Handbuch der Experimental-Physiologie» (1865), которая была переведена и на русский язык: Ю. Сакс, Руководство к опытной физиологии растений, перев. под. ред. Н. Е. Цабеля, СПБ, 1867. Указываем соответствующие французскому переводу страницы русского перевода: 1) к стр. 204 этого тома: фр. перев. 199, 205 — русск. перев. 166—169; 2) к стр. 422 этого тома: фр. перев. 42, 517 и сл. — русск. перев. 36, 471 и сл.; 3) к стр. 461 этого тома: фр. перев. 44—русск. перев. 39.

РАБОТЫ, ЦИТИРОВАННЫЕ ВО ВСТУПИТЕЛЬНОЙ СТАТЬЕ АКАД. Н. Г. ХОЛОДНОГО *

Baillon, E. H., La sensibilité des plantes. Revue Scientifique, vol. 15, Paris, 1888.

Baranetzki, J., Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mémoires de l'Académie des Sciences, St.-Petersbourg, Sér. 7, vol. 31, 1883.

Boysen Jensen, P., Die Wuchsstofftheorie, Jena, 1935, Англ. перевод: Growth Hormones in Plants, translated and revised by G. S. Avery and P. R. Burkholder, New York, 1936. Русский перевод (с английского): Бойсен-Иенсен, П., Ростовые гормоны растений, перев. под ред. проф. Н. А. Максимова, с приложением статьи акад. Н. Г. Холодного, М. — Л., 1938.

Buder, J., Neue phototropische Fundamentalversuche. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 38, 1920.

* Работы, цитированные в сочинениях самого Дарвина, в этом списке не приводятся.

Cholodny, N. G., Ueber die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 42, 1924.

——— Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biologisches Zentralblatt, Bd. 47, 1927.

——— Mikropotometrische Untersuchungen über das Wachstum und die Tropismen der Koleoptile von *Avena sativa*. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 73, 1930.

——— Verwundung, Wachstum und Tropismen. Planta (Berlin), Bd. 13, 1931.

Холодный, Н. Г., К вопросу о распределении в корне геотропической чувствительности. Записки Киевского Общества естествоиспытателей, том XX, 1906.

——— О геотропической и хемотропической чувствительности корневой верхушки. Записки Киевского Общества естествоиспытателей, том XX, 1908.

——— Проблемы роста в современной физиологии растений. Успехи современной биологии, том IV, Москва, 1935.

——— Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме, Киев, 1939.

Czapek, Fr., Untersuchungen über Geotropismus. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 27, 1895.

Darwin, Fr., Darwin's Work on the Movements of Plants, в сборнике «Darwin and Modern Science», edited by A. C. Seward, Cambridge, 1909, pp. 385—400.

Dastur, R. H. and Kapadia, G. A., Mechanism of curvature in the tendrils of Cucurbitaceae. Annals of Botany, vol. 45, 1931.

Detlefsen, Em., Ueber die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, 1882, Bd. II.

Fitting, H., Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 38, 1903.

Frank, A. B., Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1868.

Fritzsche, C., Ueber die Beeinflussung der Circumnutation durch verschiedene Faktoren, Dissertation, Leipzig, 1899.

Goebel, K., Entfaltungsbewegungen der Pflanzen (Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen), 2-te Aufl., Jena, 1924.

Green, J. R., A History of Botany: 1860—1900, Oxford, 1909.

Guttenberg, H. von, Ueber das Verhalten von Hypokotylen bei schräger Beleuchtung. Beiträge zur allgemeinen Botanik, Bd. 2, 1922.

Hooker, H. D., Hydrotropism in roots of *Lupinus albus*. Annals of Botany, vol. 29, 1915.

Kostytschew, S. P. — Went, F. A. F. C., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, Berlin, 1931.

Mac Dougal, D. T., The Mechanism of curvature of tendrils. Annals of Botany, vol. 10, 1896.

Molisch, H., Untersuchungen über den Hydrotropismus. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, Wien, Mathem.-naturwiss. Klasse, Bd. 88, 1883.

Piccard, A., Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 40, 1904.

Pfeffer, W., Zur Kenntniss der Kontaktreize. Untersuchungen des Botanischen Instituts in Tübingen, Bd. I, 1885.

——— Pflanzenphysiologie, 2-te Aufl., Bd. II, Leipzig, 1904.

Rawitscher, F., Der Geotropismus der Pflanzen, Jena, 1932.

Ротерт, Вл., *а*. О гелиотропизме, Казань, 1893. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, 1894).

——— *б*. О последствиях обезглавливания у некоторых органов растений. Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете, том 26, 1893.

Sachs, Jul., Geschichte der Botanik von 16 Jahrhundert bis 1860. München, 1875.

——— Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, 2-te Aufl., Leipzig, 1887.

Schwendener, S., Ueber das Winden der Pflanzen. Monatsberichte der Kgl. Akademie der Wissenschaften, Berlin, 1881.

Wiesner, Jul., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien, 1881.

Zeltner, H., Ueber Elektronastie und andere Reizbewegungen der Ranken, Zeitschrift für Botanik, Bd. 25, 1931.

ПЕРЕЧЕНЬ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

ОГЛАВЛЕНИЕ

ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Ч. ДАРВИН. СТАТЬИ О ДВИЖЕНИЯХ РАСТЕНИЙ (1881)

ПЕРЕПЛЕТ И ТИТУЛА
художника Д. А. Бажанова

ОФОРМЛЕНИЕ КНИГИ
технического редактора А. Н. Троицкой

КОРРЕКТУРА
В. Г. Богословского и А. И. Ноткиной

НАБОР И МАТРИЦЫ
1-й Образцовой типографии ОГИЗ'а РСФСР. Москва, Валовая, 28. Заказ № 304.

ОТПЕЧАТАНО С МАТРИЦ
в типографии „Пунане Тэхт", Таллин, 1940/41.

Сдано в набор 17/I 1940 г. Подписано к печати 24/X 1940 г. АНИ № 1253. РИСО 1150. А28272. Формат $70 \times 108^1/_{16}$, объем 34 п. л. и 2 вкл., 42,8 уч.-изд. л. В печ. листе 50 000 тип. зн. Тираж 17500 экз.

ОПЕЧАТКИ

Стр.	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
198	6 сверху	почву, до 2''·* и	почву,* и
203	7 снизу	Caryphyllales	Caryophyllales
350	16 »	bena nox	bona nox
361	1 сверху	Cithago	Githago
366	1 »	ʳgurans	gyrans
475	6 снизу	паогеотропизм	апогеотропизм